

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA



EFECTO DE LA LOMBRIZ
Hormogaster elisae ÁLVAREZ, 1977
SOBRE LOS MICROARTRÓPODOS EDÁFICOS
DE EL MOLAR (MADRID)



Mónica Gutiérrez López
Enero 2006

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

EFECTO DE LA LOMBRIZ *Hormogaster elisae*
Álvarez, 1977 SOBRE LOS MICROARTRÓPODOS
EDÁFICOS DE EL MOLAR (MADRID)

Mónica Gutiérrez López

Madrid, enero 2006

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

EFECTO DE LA LOMBRIZ *Hormogaster elisae*
Álvarez, 1977 SOBRE LOS MICROARTRÓPODOS
EDÁFICOS DE EL MOLAR (MADRID)

Memoria que, para optar al Título de
Doctora en Biología, presenta
MÓNICA GUTIÉRREZ LÓPEZ

Madrid, enero de 2006

Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

EFECTO DE LA LOMBRIZ *Hormogaster elisae*
Álvarez, 1977 SOBRE LOS MICROARTRÓPODOS
EDÁFICOS DE EL MOLAR (MADRID)

Mónica Gutiérrez López

Enero 2006

Vº Bº los directores:

Fdo: Darío Díaz Cosín

Fdo: Juan Bautista Jesús Lidón

Fdo: Mónica Gutiérrez López

**DARÍO DÍAZ COSÍN Y JUAN BAUTISTA JESÚS LIDÓN,
PROFESORES DEL DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y
ANTROPOLOGÍA FÍSICA DE LA FACULTAD DE BIOLOGÍA DE
LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID,**

CERTIFICAN:

Que la presente Memoria titulada “**Efecto de la lombriz *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977 sobre los microartrópodos edáficos de El Molar (Madrid)**”, que para optar al Título de Doctora en Biología presenta Dña. Mónica Gutiérrez López, ha sido realizada en el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid bajo nuestra dirección. Y considerando que representa trabajo de Tesis, autorizamos su presentación a la Junta de Facultad.

Y para que así conste, firmamos el presente certificado en Madrid, a enero de 2006.

Fdo: Darío Díaz Cosín

Fdo: Juan Bautista Jesús Lidón

Esta tesis ha sido financiada por una beca de Formación de Personal Universitario (FPU) concedida por la Universidad Complutense de Madrid.

Agradecimientos

Antes de nada, me gustaría agradecer a las siguientes personas por la ayuda, el apoyo, y el cariño recibido mientras he trabajado en esta tesis. Sin ellos no se habría acabado tal y como es ahora. Gracias por todo lo que me habéis dado durante estos años.

En Madrid...

En primer lugar gracias a Darío, Dolores y Juan, porque desde que era una estudiante de carrera supieron transmitirme su pasión por los "bichos" y por eso acabé metida en este "mundo de la investigación". Gracias por confiar en mí, en mi trabajo y en mis ideas y por todas las discusiones y las críticas que seguro sirvieron para mejorar este trabajo, aunque a veces saliéramos todos mareados de las reuniones.

A todo el "equipo lombricero" de zoología del suelo, Pili, Patricia, Marta y Rubén. Porque hemos compartido juntos mucho pico y pala en la parcela de El Molar, pero también muchas risas y tapas en sus bares, y también muchas conversaciones y cafés en la facultad. Se echa de menos.

Gracias a Javi, por ese optimismo y por las nuevas ideas que me cuentas cada vez que hablamos. A Charo, que siempre está ahí para lo que necesitemos. Y en general gracias a toda la Cátedra de Invertebrados no Artrópodos.

También me gustaría agradecer al Profesor Luis Subías por ayudarme con las primeras dudas que tuve sobre la taxonomía de microartrópodos. Al Profesor José Carlos Simón, de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid, por la ayuda en las primeras identificaciones de colémbolos. Al Profesor Ildefonso Barrera, por la ayuda en la determinación de las especies vegetales de El Molar. Y a Ricardo García, del Centro de Cálculo de la UCM, por aconsejarme acerca de los análisis estadísticos utilizados en este trabajo.

En Göttingen...

Sonja Migge, que me ayudó muchísimo en mi estancia en Alemania, me acompañó, me apoyó y me ofreció su amistad. Sin ella no habría podido identificar todos los grupos de ácaros. Gracias por tu entusiasmo, aunque nos dieran las tantas de la noche en el laboratorio. Y por su puesto, muchas gracias por enseñarme tu país y dejarme conocer a tu gente.

Gracias Jenny, que me acogió en su casa y se portó como una amiga conmigo, aunque nuestras conversaciones fueran un poco extravagantes, y nos hiciéramos un lío entre el italiano y el inglés.

Gracias a todo el equipo de Ecología de la Universidad de Göttingen, por vuestra simpatía y ayuda mientras estuve allí. En especial gracias a Derk Albers, por la ayuda en la identificación de colémbolos y gracias al Profesor Matthias Schaefer, que me admitió en su laboratorio con una sonrisa y me dio algunas ideas buenas para esta tesis.

Sin importar por donde andara...

A mi familia, porque siempre han estado ahí apoyándome en todo lo que he hecho, cada uno a su manera. Gracias mamá, por todo ese cariño y apoyo que me das y tanto necesito. Gracias a mi padre, porque en el fondo somos tan parecidos (y no sólo físicamente) que siempre sabe darme los mejores consejos. Gracias a mi hermano Cesar, porque aunque parezca que va a su rollo, yo sé que siempre está muy pendiente de nosotros.

Gracias a todos mis amigos por compartir alegrías, tristezas y aventuras.

Y por supuesto, gracias a ti Christian, por compartir tu vida conmigo, porque has significado muchísimo para mí estos años y porque gracias a ti soy hoy la persona que soy.

Índice

Agradecimientos

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS	Pág.7
--	-------

CAPÍTULO II

ZONA Y ESPECIE DE ESTUDIO

1. Descripción de la zona de estudio	Pág.15
Geología	Pág.16
Clima	Pág.17
Vegetación	Pág.19
Fauna	Pág.19
Parcela de estudio	Pág.20
2. Descripción de la especie de estudio	Pág.25

CAPÍTULO III

ESTUDIOS DE LABORATORIO

1. Introducción.....	Pág.31
2. Material y métodos	Pág.35
A. Experimentos iniciales.....	Pág.35
B. Experimentos de defaunación	Pág.38
C. Experimentos de larga duración.....	Pág.42

3. Resultados.....	Pág.46
A. Experimentos iniciales.....	Pág.46
Comunidad natural de El Molar (Tiempo 0)	Pág.46
Resultados experimentales	Pág.49
B. Experimentos de defaunación	Pág.58
Experimento de defaunación de tipo I (DefTI)	Pág.58
Experimento de defaunación de tipo II (DefTII)	Pág.63
C. Experimentos de larga duración.....	Pág.69
Colémbolos totales e isotómidos	Pág.71
Poduromorfos	Pág.76
Oniquiúridos	Pág.77
Entomóbridos y esmintúridos.....	Pág.80
Ácaros totales	Pág.80
Gamásidos	Pág.83
Acarídidos.....	Pág.83
Actinédidos.....	Pág.85
Oribátidos	Pág.87
Otros artrópodos	Pág.96
4. Discusión	Pág.102
Experimentos iniciales.....	Pág.102
Experimentos de defaunación.....	Pág.105
Experimentos de larga duración	Pág.107

CAPÍTULO IV

ESTUDIOS DE CAMPO

1. Introducción.....	Pág.115
2. Material y métodos	Pág.121
A. Experimento de campo	Pág.121
B. Distribución horizontal	Pág.123
3. Resultados.....	Pág.129
A. Experimento de campo	Pág.129
B. Distribución horizontal	Pág.131
a) Identificación y distribución de la fauna edáfica de El Molar.....	Pág.131
a.1) Lombrices de tierra.....	Pág.131
a.2) Microartrópodos	Pág.135
b) Relaciones entre los distintos grupos de fauna edáfica de	
El Molar.....	Pág.147
b.1) Análisis no paramétricos	Pág.147
b.2) Análisis de componentes principales	Pág.150
b.3) Análisis de clúster	Pág.157
b.3.1) Análisis de clúster a partir de las variables originales de	
abundancia de microartrópodos.....	Pág.157
b.3.2) Análisis de clúster a partir de los componentes factoriales	
obtenidos en el análisis de componentes principales.....	Pág.161
4. Discusión	Pág.169
Experimento de campo	Pág.169
Distribución horizontal.....	Pág.171

CAPÍTULO V

¿DEPREDACIÓN O COMPETENCIA?

1. Introducción.....	Pág.179
2. Material y métodos	Pág.184
A. Experimentos de depredación.....	Pág.184
B. Experimentos de competencia	Pág.186
3. Resultados.....	Pág.189
A. Experimentos de depredación.....	Pág.189
Contenido del tubo digestivo.....	Pág.190
Contenido de las heces	Pág.191
B. Experimentos de competencia	Pág.195
Microcosmos enriquecidos con suelo tamizado a 0.2 mm	Pág.196
Octubre de 2002	Pág.196
Enero de 2003	Pág.200
Microcosmos enriquecidos con suelo superficial	Pág.211
Octubre de 2003	Pág.211
Febrero de 2004	Pág.215
4. Discusión	Pág.225
Experimentos de depredación.....	Pág.225
Experimentos de competencia	Pág.229

CAPÍTULO VI

RESUMEN Y CONCLUSIONES	Pág.235
-------------------------------------	----------------

CAPÍTULO VII

BIBLIOGRAFÍA	Pág.247
---------------------------	----------------

CAPÍTULO I



INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

I. Introducción general y objetivos

El funcionamiento del sistema edáfico no sólo tiene gran interés científico sino que es imprescindible para plantear medidas de gestión, uso y conservación. El suelo es un sistema complejo, resultado de la interacción de muchos elementos, entre los que tiene una importancia especial la fauna edáfica, y más concretamente las lombrices de tierra (Edwards y Bohlen, 1996; Lavelle y Spain, 2001). Su influencia sobre las propiedades del suelo es conocida desde la antigüedad, sobre todo el papel que juegan en la mejora de las tierras de cultivo. Una gran parte de la fertilidad de las tierras del Nilo era debida a la actividad de estos animales, a los que los egipcios en tiempos de Cleopatra consideraban como “dioses menores”. Aristóteles las definió como “los intestinos de la tierra” y Darwin en 1881 explicó científicamente cual era su verdadero papel en el ecosistema, siendo consideradas como auténticos arados biológicos (Lee, 1985; Brown *et al.*, 2003).

La actividad de las lombrices de tierra modifica las propiedades tanto físico-químicas como biológicas del suelo. Influyen sobre los ciclos biogeoquímicos del carbono y del nitrógeno y sobre la estructura del suelo, favoreciendo la infiltración y retención de agua. Además, las lombrices interaccionan con otros organismos del suelo y juegan un papel importante en el funcionamiento del ecosistema edáfico a través de efectos directos e indirectos.

Dicha actividad se produce mediante la ingestión de suelo y materia orgánica, mezclando los materiales, produciendo heces y formando sistemas de galerías horizontales o verticales, según sea su categoría ecológica, que pueden ser permanentes o temporales y que contribuyen a la aireación y a la mejora de la estructura del suelo,

influyendo sobre las comunidades microbianas y sobre otra fauna asociada. La “drilosfera” es una zona del suelo de 1 o 2 mm, que rodea las galerías de las lombrices (Bouché, 1975), generalmente más rica en nutrientes que el suelo circundante, y donde se concentran el 40% de los microorganismos nitrificantes, el 13% de los fijadores de nitrógeno y el 16% de los desnitrificantes (Bhatnagar, 1975). Además, las lombrices contribuyen a la formación de agregados con estructuras porosas que mejoran las propiedades hídricas y la aireación del suelo, propiciando el desarrollo de bacterias aerobias, hongos y muchas especies de fauna edáfica (Parkinson y McLean, 1998).

Por otro lado, las interrelaciones entre los distintos componentes de la biota edáfica son muy complejas y difíciles de estudiar, pero juegan un papel fundamental en la regulación de los procesos edáficos, como la descomposición de la materia orgánica y los ciclos de nutrientes. En el suelo se establecen muchos tipos de interacciones entre diferentes organismos (Killham, 1994) y de todas ellas, las relaciones entre los grupos de animales son las menos conocidas.

En el caso de las lombrices de tierra, hay pocos estudios que aborden los efectos de sus actividades sobre otros grupos de fauna y microorganismos del suelo (Parkinson y McLean, 1998). Las interacciones de las lombrices con los microorganismos del suelo han sido algo más estudiadas (Brown, 1995), mientras que los estudios de las interacciones con otra fauna del suelo son más escasos (Migge, 2001). Por tanto, no es de extrañar que, hasta ahora, haya pocos estudios sobre las interacciones entre las lombrices de tierra y los microartrópodos.

Sin embargo, parece lógico esperar que pueda existir algún efecto de las lombrices de tierra sobre la riqueza y la abundancia de los microartrópodos edáficos, dada la actividad de las lombrices en las capas orgánicas del suelo, que son el hábitat principal de la mayoría de los microartrópodos (McLean y Parkinson, 1998). Esta

actividad puede crear microhábitat preferentes, denominados “hot spot” en los que ácaros y colémbolos se agregan (Bayoumi, 1978; Hamilton y Sillman, 1989; Loksa, 1978). Brown (1995) señala que la presencia de lombrices generalmente disminuye la densidad y diversidad de microartrópodos por competencia, salvo en los casos en que éstos sean capaces de utilizar recursos, como las heces, derivados de la actividad de las lombrices de tierra. Por otro lado, Migge (2001) afirma que, en Europa, lombrices y microartrópodos han coexistido durante largo tiempo en hábitat naturales donde las comunidades del suelo viven en un estado de clímax.

No obstante la bibliografía no es unánime y pueden encontrarse trabajos que postulan tanto el aumento (Marinissen y Bok, 1988; Loranger *et al.*, 1998; Salmon y Ponge, 1999, 2001; Tiunov, 2003; Salmon *et al.*, 2005) como el descenso (Lagerlöf y Lofs-Holmin, 1987; Dash *et al.*, 1980; McLean y Parkinson, 1998; Maraun *et al.*, 1999; Migge, 2001) de la diversidad y abundancia de diversos organismos edáficos en presencia de lombrices.

Ante estos antecedentes parece interesante profundizar en la relación entre estos grupos que, según McLean y Parkinson (2000), puede deberse a varios mecanismos: 1) cambios de las propiedades físico-químicas y de la heterogeneidad ambiental por la actividad de las lombrices (heces y galerías); 2) competencia por el alimento; 3) depredación activa o pasiva de un grupo sobre el otro; 4) efectos indirectos a través de otros organismos como hongos o bacterias.

En un intento de contribuir al conocimiento de las relaciones entre las lombrices de tierra y los microartrópodos, se planteó el siguiente estudio, cuyos principales objetivos pueden resumirse en los siguientes:

- 1- Estudiar si existe un efecto de la lombriz de tierra *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977 sobre la abundancia y composición de las comunidades de ácaros y colémbolos edáficos en El Molar (Madrid).
- 2- Conocer el tipo de relación que puede establecerse entre dichos grupos edáficos.
- 3- Averiguar las posibles causas y mecanismos que desencadenan esa relación.

Con el fin de abordar los objetivos expuestos, se llevaron a cabo diversos tipos de estudios, para lo que se utilizaron micro y mesocosmos en experimentos de laboratorio y se realizaron muestreos y experimentos de campo en condiciones naturales.

En primer lugar, se realizaron diversos tipos de experimentos de laboratorio. Durante el año 2001 se realizaron “**experimentos iniciales**” y cuya intención era averiguar si existía o no un efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos de El Molar a lo largo del año. Estos experimentos permitieron además, poner a punto las técnicas que se desarrollaron durante el resto del trabajo. Seguidamente se desarrollaron otros experimentos de laboratorio denominados “**experimentos de defaunación**”, con el fin de confirmar los resultados y observar la movilidad y la capacidad de colonización por parte de los microartrópodos en presencia o en ausencia de las lombrices. A continuación se realizaron “**experimentos de larga duración**”, también en laboratorio, en los que se consideraron otros factores como la capa del suelo o el tiempo de duración del experimento, que posiblemente influyan, junto con el efecto de las lombrices, sobre la distribución de los microartrópodos.

Por otro lado, se llevaron a cabo diversos estudios de campo en El Molar. Se realizó un estudio de la “**distribución horizontal**” que permitió conocer la composición

en la parcela de estudio de los grupos de microartrópodos más importantes, así como su distribución en función de la presencia de las distintas especies de lombrices. También se realizó un “**experimento de campo**” en la parcela de El Molar para ver si el efecto observado en los experimentos de laboratorio se mantenía en condiciones naturales.

La última parte de este trabajo se centró en averiguar las posibles causas que desencadenan el efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos. Para ello se realizaron otros dos tipos distintos de experimentos en el laboratorio. Por un lado se llevaron a cabo “**experimentos de depredación**”, con el fin de observar si *H. elisae* ingiere o no microartrópodos y, por último, se hicieron una serie de “**experimentos de competencia**” con el fin de comprobar si *H. elisae* y los microartrópodos compiten por recursos procedentes de distintas partes del suelo.

CAPÍTULO II



ZONA Y ESPECIE
DE ESTUDIO

II. 1. Descripción de la zona de estudio:

El Molar (Madrid)

Tanto los ejemplares edáficos como el suelo utilizados en este trabajo proceden de una parcela de El Molar (Madrid), cuya localización se indica en la Figura II.1.

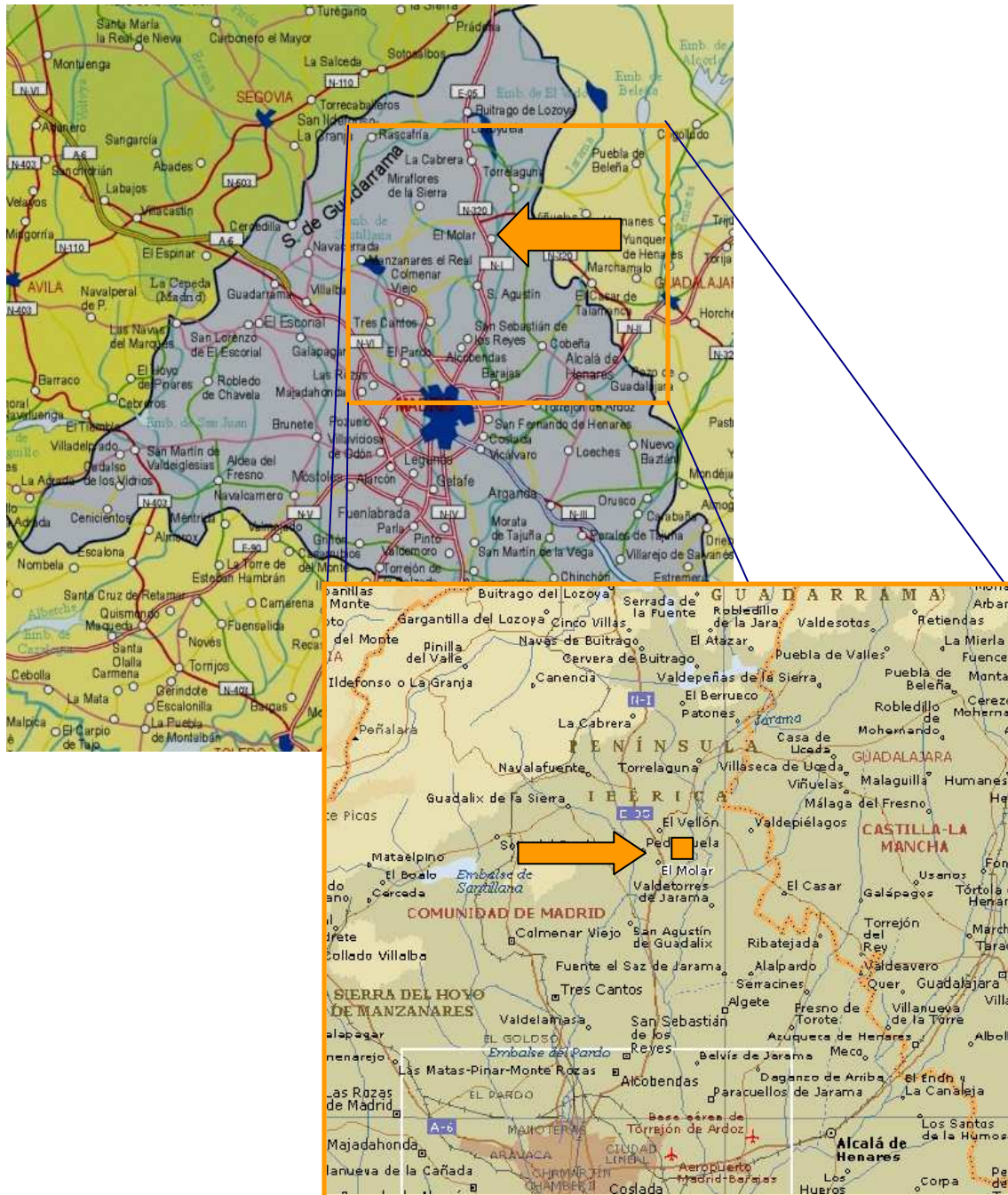


Figura II.1. Situación de El Molar (Madrid) y de la parcela de muestreo (cuadro naranja).

El Molar es una localidad situada geográficamente a 42 km al noreste de Madrid (U.T.M.30TVL525095), y a 817 m de altitud. Está ubicada entre cerros, sirviendo de transición entre zona de sierra y llano (Garvín, 2000). Participa de zonas típicamente de sierra, de campiña y de vega, y pertenece a la cuenca hidrográfica del Jarama, situándose al oeste de dicha vía fluvial.

GEOLOGÍA

El Molar se localiza en la zona de frontera entre sierra y llano, donde confluyen el final de las Rampas de la Sierra y el comienzo de las Vertientes de la Depresión. Los elementos geológicos principales son los gneises glandulares y esquistosos del Precámbrico-Cámbrico, las arcosas, las areniscas, microconglomerados, calizas y dolomías del Cretácico y las arcillas arenosas y limos del Mioceno Medio (Más Hernández, 1992).

En lo que se refiere a la historia geológica de El Molar, podemos dividirlo en las siguientes eras. Durante la Era Primaria, se produjo uno de los más importantes plegamientos del relieve durante el periodo llamado Herciniano, durante el cual los movimientos orogénicos levantaron macizos que luego fueron erosionados, aunque quedan restos en formas de llanuras y cerros. Se trata de un suelo metamorfoseado en gneises con emanaciones graníticas al norte del término y en gran parte de la zona edificada de El Molar. Rodeando este primitivo suelo, aparece un arco compuesto de cerros calizos, a cuyos pies se asienta la villa de El Molar y donde se cavaron sus famosas cuevas. De esta misma época es también, y por efecto de los movimientos orogénicos que levantaban el terreno y lo rompían, la conocida Falla de El Molar, visible en el paso de la carretera N-I, que configuró la cubeta sedimentaria del Tajo al sur y la Cordillera Central peninsular al Norte de la misma (www.elmolar.org).

La Era Secundaria fue un periodo de descanso en los movimientos orogénicos, propiciándose por tanto los procesos de erosión y destrucción del relieve levantado en la Era Primaria, y que en la Era Terciaria se sedimentó en la llanura sedimentaria del Tajo. En la era Cuaternaria tampoco hay movimientos orogénicos, se observa la formación de las terrazas a lo largo de la ribera del río Jarama y de los grandes depósitos de cantos rodados que el río ha sedimentado en sus márgenes (www.elmolar.org).

CLIMA

El clima del municipio es mediterráneo templado con temperaturas extremas en ambos solsticios. La proximidad de las montañas y su situación entre cerros testigos, confieren rudeza a las temperaturas, siendo severas en invierno y de ambiente seco en verano. Como puede verse en la Tabla II.1, la temperatura media suele oscilar entre 13 y 15 °C, la precipitación media anual es muy baja, normalmente inferior a 500 mm y la evapotranspiración potencial en la zona es superior a 750 mm (Garvín, 2000). Se distinguen dos periodos húmedos, uno en otoño y otro en primavera, y una época árida de junio a septiembre, durante la cual llueve poco, generalmente en forma de tormentas, perdiéndose la mayor parte del agua por escorrentía superficial.

Año	Precipitación total	Tª máxima	Tª máxima media	Tª mínima	Tª mínima media	Tª media
2001	416.50	38.6	20.7	-10.3	7.1	13.9
2002	452.70	39.0	20.9	-5.4	7.5	14.1
2003	596.20	41.7	21.6	-8.5	7.7	14.6

Tabla II.1. Datos de precipitación (mm) y temperatura (°C) de los años 2001, 2002 y 2003 en la estación meteorológica de Talamanca del Jarama, la más cercana al municipio de El Molar.

En el diagrama ombrotérmico de la Figura II.2, se observan las medias de los datos climáticos de los años 2001, 2002 y 2003 tomados en la estación meteorológica de Talamanca del Jarama, con características similares a las de El Molar.

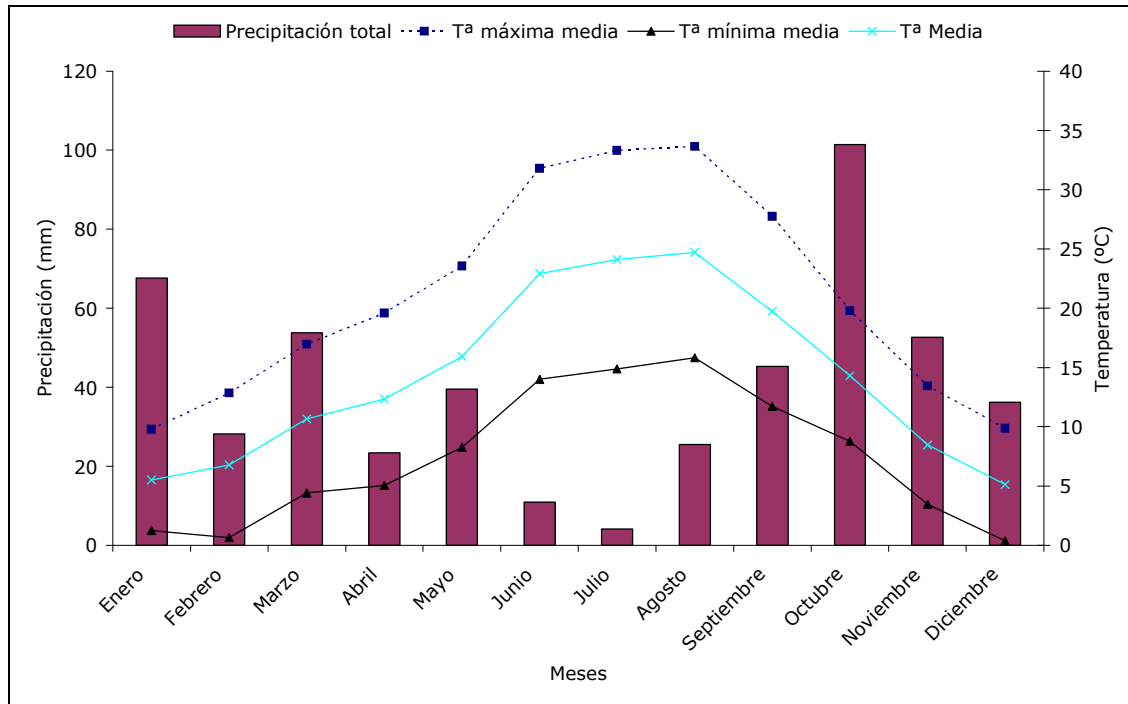


Figura II.2. Diagrama ombrotérmico realizado a partir de los datos medios de los años 2001, 2002 y 2003 de la estación meteorológica de Talamanca del Jarama (Hernández, 2005).

Sin embargo, en El Molar no sólo se observan diferencias entre las estaciones favorables (primavera y otoño) y la época seca (verano), sino incluso en la misma época del año. En la Figura II.4 se puede observar el diferente aspecto de El Molar en la misma estación del año, la primavera, en el año 2003 tras un invierno lluvioso, y en el 2002, año más seco, poniendo de relevancia las condiciones tan fluctuantes y desfavorables que condicionan la actividad de *H. elisae* y demás grupos edáficos en El Molar.

VEGETACIÓN

La presión agrícola y ganadera sobre el entorno ha creado un paisaje completamente deforestado donde predominan básicamente los arbustos semileñosos, como son los tomillos, retamas, etc., y las herbáceas, como gramíneas y leguminosas. Al sur del término destaca un pequeño encinar mezclado con robles, denominado Monteviejo. En los cerros calizos se desarrollan espliegos, tomillos, romeros, retamas, lino blanco y herbáceas como la orquídea en forma de abeja. El cerro de la Corneja, también calizo, fue reforestado en el siglo XX con pino silvestre. En la vega del Jarama abundan, debido a su carácter hidrófilo, los árboles caducifolios formando bosques de ribera o de corredor (www.elmolar.org).

FAUNA

Entre la fauna abundan animales propios de las estepas cerealistas. Destacan las liebres, perdices, codornices y alcaravanes. En el curso del río Jarama, fauna fluvial como las ratas de agua, culebras de agua, ranas, etc. y entre sus arboledas, sobrevuelan aves como oropéndolas, rabilargos, abubillas o zorzaes. Según las épocas del año se ven además palomas torcaces, tórtolas, cernícalos y avefrías. Los mamíferos no son muy abundantes ni grandes cazadores, sirvan de ejemplo los zorros, jinetas, comadreja y erizos. Además, El Molar es un pueblo con una larga tradición ganadera, donde se ha desarrollado una especie ovina autóctona y propia de su tierra conocida con el nombre de Rubia de El Molar (www.elmolar.org).

PARCELA DE ESTUDIO:

La zona concreta de estudio se encuentra a las afueras de El Molar (Figura II.3).



Figura II.3. Fotos aéreas de la zona de estudio (tomadas de Google Earth).

Se trata de la parcela donde se recolectaron el suelo, las lombrices y el resto de los ejemplares. Es una zona situada en una serie de colinas que van descendiendo gradualmente hacia el valle del Jarama (Figura II.4). En esta parcela hay una zona concreta, situada en la parte superior de la ladera, en la que *H. elisae* aparece principalmente como una población monoespecífica, que es donde se recolectaron el suelo y los ejemplares para los experimentos. En el resto de la ladera viven también otras especies de lombrices como *Allolobophora rosea*, *A. caliginosa* y *Octodrilus complanatus*, entre otras menos abundantes.



Figura II.4. Fotos de la parcela de estudio de El Molar. Arriba izquierda: primavera de 2002. Arriba derecha: primavera de 2003. Abajo: cauce del arroyo estacional y único árbol de la ladera (*Ailanthus altissima*).

Suelo de la parcela de estudio

Los análisis del suelo muestran que la parcela de estudio se clasifica texturalmente (según la nomenclatura U.S.D.A.) como franco-arenosa, próxima a suelos arenosos con predominio de las fracciones gruesas (Tabla II.2).

Fracción < 2mm (65.42 %)				
Arena gruesa	Arena fina	Limo grueso	Limo fino	Arcilla
53.00 ± 7.98	14.15 ± 3.13	3.63 ± 2.48	9.46 ± 3.70	19.67 ± 5.35

Tabla II.2. Características texturales del suelo de El Molar, media y desviación estándar de n = 108 muestras (Hernández, 2005).

Es un suelo casi neutro y pobre en materia orgánica. Los porcentajes de carbono y nitrógeno son especialmente bajos en El Molar, lo que corresponde a un suelo de secano semiárido (Tabla II.3).

pH	C (%)	N (%)	C/N
6.62 ± 0.49	1.83 ± 0.54	0.16 ± 0.05	11.76 ± 1.16

Tabla II.3. Características químicas: pH, porcentaje de carbono orgánico (C), nitrógeno total (N) y relación carbono / nitrógeno (C/N) en el suelo de El Molar, media y desviación estándar de n = 108 muestras (Hernández, 2005).

Vegetación de la parcela de estudio

La vegetación dominante forma un pastizal subnitrófilo poco limpio con un alto porcentaje de plantas terófitas anuales que completan su ciclo en la estación favorable (Figura II.5).

La mayor parte de ese pastizal está formado por herbáceas anuales de la familia de las gramíneas. Destacan *Cynossurus echinatus* L., *Bromus rubens* L., *B. hordeaceus* L., *Koeleria phleoides* L., *Silene nocturna* L., *Arrhenatherum album* (Vahl)

W.D.Clayton, *Dactylis glomerata* L., *Lamarckia aurea* (L.) Moench, *Hordeum murinum subsp. leporinum* L., *Avena sterilis* L. y *Vulpia myuros* L. entre otras.

Hay una buena representación de leguminosas como *Trifolium sylvaticum* Gérard ex Loisel., *T. gemellum* Pourr. Ex Willd., *T. scabrum* L., *T. tomentosum* L., *Medicago minima* L., *M. polymorpha* L., etc. y de compuestas como *Carthamus lanatus* L., *Logfia gallica* (L.) Coss et Germ, *Anacyclus clavatus* (Desf.)Pers., *Leontodon taraxacoides subsp. longirostris* (Vill.) Mérat, *Hypochoeris radiata* L. o *Scolymus hispanicus* L.

También pueden encontrarse ejemplares de familias con menor representación como las boragináceas: *Neotostema apulum* (L.) I.J.Johnston; cariofiláceas: *Petrorrhagia prolifera* (L.) P.W.Ball & Heywood, *Paronychia argentea* Lam., *Spergularia rubra* (L.) J. Presl et K. Presl; plantagináceas: *Plantago lagopus* L., *P. mayor* L.; umbelíferas: *Eryngium campestre* L.; poligaláceas: *Polygala vulgaris* L. etc.

Entre las plantas leñosas, abundan especies aromáticas de la familia de las labiadas como el tomillo *Thymus zygis* L. o el cantueso *Lavandula stoechas* L. subsp. *pedunculata* (Miller). El único árbol de la parcela pertenece a la especie introducida *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle, de la familia Simaroubaceae.

La abundancia de todas estas plantas varía ligeramente según la zona de la parcela donde nos encontremos. Así, en la parte derecha de la parcela (zona este) donde vive *H. elisae*, dominan *T. sylvaticum*, *T. gemellum* o *P. argentea*. En la zona central de la parcela estas especies dominantes se sustituyen por otras del género *Trifolium* (*T. scabrum* y *T. sylvaticum*) o por gramíneas como *B. rubens*, y en la zona izquierda de la parcela (zona oeste) las especies dominantes son *B. rubens*, *B. hordeaceus* y *P. lagopus* (Hernández, 2005).

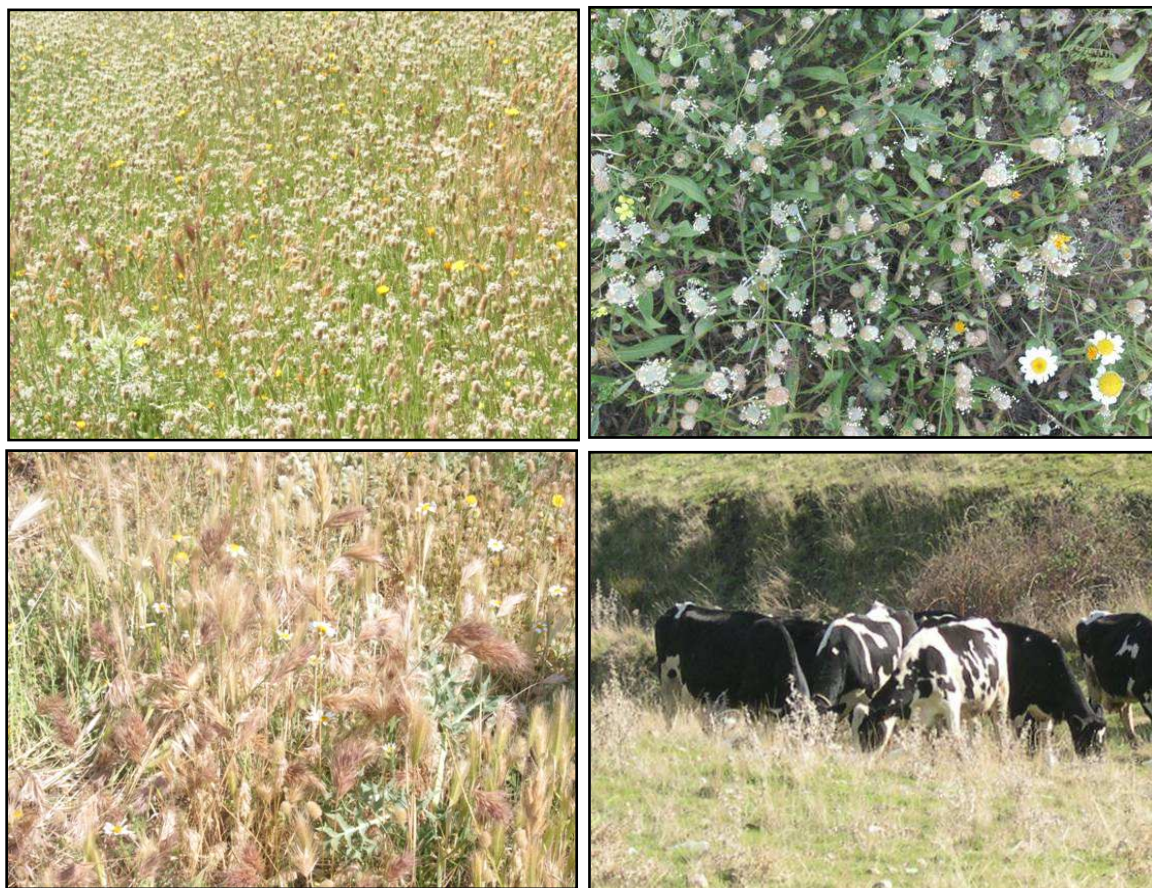


Figura II.5. Vegetación y ganado habitual en la parcela de estudio de El Molar en primavera de 2003.

II.2. Descripción de la especie de estudio:

Hormogaster elisae Álvarez, 1977

La lombriz de tierra utilizada en todos los experimentos realizados en este trabajo es *Hormogaster elisae*. Se trata de una lombriz endogea, endémica del centro de la Península Ibérica y que vive en ambientes extremos, sobre la cual existen ya diversos estudios biológicos y ecológicos publicados por nuestro grupo de investigación (Valle *et al.*, 1998; Trigo *et al.*, 1999; Garvín *et al.*, 1999).

Pertenece a la familia de oligoquetos Hormogastridae (Michaelson, 1928) que se distribuye por el Paleártico Occidental (Omodeo, 1998). Actualmente se incluyen en ella tres subfamilias (Xaninae, Vignysinae y Hormogastrinae), con cuatro géneros y diez especies casi exclusivas de los países del Mediterráneo occidental (Cobolli Sbordoni *et al.* 1992). *H. elisae* pertenece a la subfamilia Hormogastrinae.

H. elisae fue descrita por Álvarez (1977). Externamente se caracteriza por tener un tamaño relativamente grande con una longitud de 104-109 mm y aproximadamente 7 mm de diámetro (Moreno, 1981). Presenta un color gris azulado con tendencia a rosado (Figura II.6). El peso medio para los individuos maduros es de 3,29 g, para los semimaduros 1,93 g y para los inmaduros 0,87 g (Valle *et al.*, 1997).

El prostomio es pro-epilóbico y el primer segmento es grande y estriado en su parte anterior. El clitelo presenta una coloración entre blanquecina y ocre y se sitúa en la parte anterior del animal (segmentos 13 - 26). Presenta papilas abundantes y en posición variable. Los tubérculos pubertarios se localizan en (21) 22-25 y generalmente son bien patentes (Garvín, 2000).

Las quetas son estrechamente pareadas y pequeñas, por lo que no se ven fácilmente. No existen poros dorsales. Los poros femeninos son visibles y se sitúan en la mitad del segmento 14. Los masculinos se encuentran en el surco intersegmentario 15/16, rodeados por rebordes glandulares de labios desiguales, no muy patentes. Presenta una fuerte producción de mucus cutáneo (Garvín, 2000).

Internamente, se caracteriza por la reducción de la postmolleja y la ausencia de buche y de glándulas de Morren. Destaca el tiflosol, muy desarrollado como adaptación a los suelos pobres en los que vive (Garvín, 2000).

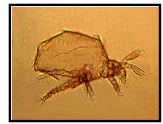
De acuerdo con lo indicado por Bouché (1972, 1977) y Lavelle (1979), esta especie puede considerarse ecológicamente como una lombriz de tierra endogea, geófaga y oligohúmica. Sin embargo, se sabe que realiza desplazamientos verticales en función de la humedad del suelo (Valle *et al.*, 1999), aunque sus movimientos son lentos. Habita en suelos pobres en materia orgánica, sometidos a fuerte erosión y aridez estival, formando poblaciones monoespecíficas o coexistiendo con otras lombrices de tierra resistentes a estas condiciones limitantes. Cuando las condiciones ambientales son poco favorables puede entrar en paradiapausa (Ruiz, 2003) hasta que las condiciones mejoran.

Como antes se ha indicado, es una especie endémica del centro de la Península Ibérica. Hasta ahora se ha encontrado en Siguero (Segovia) (Álvarez, 1977) y en varias localidades madrileñas como El Pardo (Moreno, 1983; Díaz Cosín y Moreno, 1985), El Molar (Garvín, 1995; Díaz Cosín *et al.*, 1996), Loyozuela, Las Navas de Buitrago, La Cabrera, Venturada, Paracuellos del Jarama, Anchuelo, Sevilla la Nueva (Jesús *et al.*, 2002) y Redueña (Garvín, 2000).



Figura II.6. Ejemplares de *H. elisae*. Arriba: ejemplar entero y parte anterior de dos ejemplares conservados en formol. Abajo: individuos vivos de *H. elisae*.

CAPÍTULO III



ESTUDIOS DE LABORATORIO

III. 1. Introducción

Muchos de los trabajos realizados para estudiar la relación entre las lombrices de tierra y los microartrópodos edáficos, se han llevado a cabo mediante experimentos controlados de laboratorio. La aproximación en el laboratorio implica el uso de sistemas (micro o mesocosmos) que permiten realizar experimentos bajo condiciones de temperatura y humedad controladas. Se evitan así las variaciones microclimáticas del campo, aunque los resultados obtenidos pueden ser difíciles de extrapolar posteriormente a las condiciones naturales (Parkinson y McLean, 1998).

Wikenbrock y Heisler (1996) realizaron por primera vez experimentos de laboratorio con microcosmos en los que separaban el suelo tratado por lombrices y el no tratado mediante un sistema de redes. Utilizaron las especies de lombrices *Aporrectodea caliginosa* y *Lumbricus terrestris*, y observaron que en general los colémbolos eran más abundantes en los suelos habitados por lombrices, debido a que éstas provocan un aumento del diámetro y la longitud de los poros del suelo, lo que en principio podría favorecer a los microartrópodos.

Salmon y Ponge (1999, 2001) utilizaron microcosmos similares de laboratorio, y observaron que el colémbolo *Heteromurus nitidus* presentaba preferencia por el suelo con presencia de *Allolobophora chlorotica* (endogea) y *Aporrectodea giardi* (anécica), siendo la presencia de las lombrices incluso más importante que el pH del suelo. Dicha atracción puede deberse a que las heces de las lombrices tienen alta capacidad trófica, ya que normalmente poseen mayor contenido en materia orgánica que el suelo de alrededor y son más ricas en nutrientes minerales. Además, las lombrices excretan sustancias nutritivas, no sólo mediante las heces sino también a través de los nefridios y del mucus epidérmico, que constituyen una importante fuente de nitrógeno.

Posteriormente, Salmon *et al.* (2005), volvieron a comprobar el efecto positivo de *Lumbricus terrestris* y *Aporrectodea giardi* sobre el colémbolo *Heteromurus nitidus*, al aumentar las lombrices la macroporosidad del suelo y permitir así que los colémbolos escapen más eficazmente de sus depredadores.

Según estos autores las lombrices parecen tener, en general, un efecto positivo sobre los microartrópodos, pero otros autores han realizado experimentos de laboratorio donde puede verse el efecto contrario.

McLean y Parkinson (1998) observaron, en experimentos con mesocosmos de 3 y 6 meses de duración, que el efecto de la actividad de *Dendrobaena octaedra* variaba en función del tiempo de duración del experimento. Los efectos sobre las abundancias de los distintos grupos de microartrópodos eran variables, pero las abundancias máximas ocurrían normalmente a la mitad del experimento, cuando los niveles de la actividad de las lombrices eran intermedios. La actividad de las lombrices en las capas orgánicas crea un mosaico de microhábitat aumentando la diversidad, pero cuando la densidad de lombrices es demasiado alta y el suelo ha sido totalmente sustituido por heces, se produce una disminución significativa tanto de la abundancia como de la diversidad de los microartrópodos (Parkinson y McLean, 1998).

Migge (2001) también realizó experimentos de larga duración (de 6 y 12 meses) en mesocosmos de laboratorio para observar el efecto de *Lumbricus terrestris* (anécica) y *Octolasion tyrtaeum* (endogea) sobre los microartrópodos. Los resultados mostraron una disminución drástica de la abundancia de los microartrópodos debida a la actividad de las lombrices, efecto que variaba según la capa del suelo, la especie de lombriz y el tiempo de experimento, siendo la disminución más acusada al final del experimento. Por tanto, parece que el efecto de las lombrices puede estar condicionado por otros

factores como la capa del suelo o el tiempo de duración del experimento, que también pueden ser controlados en el laboratorio.

Conviene además observar la posible influencia estacional del efecto de las lombrices. Según Brown (1995), esa variación estacional posiblemente pueda deberse a la alta capacidad de retención de agua en las heces de las lombrices respecto al suelo de alrededor, lo que las hace microhábitat más favorables en determinadas épocas, o bien a la reestructuración física y de la calidad de dichas heces debido a la alimentación estacional de la lombriz o, incluso, debido a la colonización selectiva de las heces por parte de la microflora, especialmente de hongos, en las distintas épocas del año. Por tanto, la variación estacional de la actividad de las lombrices también podría crear distintos patrones en la estructura y en la diversidad de las comunidades de microartrópodos a lo largo del año.

Teniendo en cuenta estos antecedentes se diseñaron tres tipos diferentes de experimentos de laboratorio, con los que se pretendía investigar, en condiciones controladas de temperatura, tiempo y humedad:

1. La posible existencia de algún efecto de la lombriz *H. elisae* sobre los microartrópodos de El Molar.
2. El tipo de relación interespecífica que se puede establecer entre estos dos grupos de animales edáficos.
3. La posible influencia estacional del efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos.
4. La influencia de la presencia o ausencia de *H. elisae* sobre la movilidad y la capacidad de colonización de los microartrópodos.

5. Si el posible efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos está relacionado con otros factores como la profundidad del suelo o el tiempo de duración del experimento.

III.2. Material y métodos

III.2.A. Experimentos iniciales

El objetivo de estos experimentos iniciales era observar si existe algún tipo de efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos de El Molar a lo largo de un año.

Se realizaron dos tipos de experimentos iniciales, que se llamaron experimentos de tipo I (**InTI**) y de tipo II (**InTII**) y que se repitieron seis veces a lo largo del año 2001, coincidiendo con las estaciones de mayor actividad de la fauna del suelo. Se hicieron dos tandas de experimentos en invierno (enero y febrero), dos en primavera (marzo y mayo), y dos en otoño (octubre y noviembre). En cada repetición se extrajeron previamente los microartrópodos de una muestra de 400 gramos de suelo recién cogido de El Molar, que se denominó “tiempo 0”, para conocer la composición de la comunidad en condiciones naturales.

El suelo utilizado en los experimentos no se tamizó para mantener la comunidad natural de microartrópodos. La humedad inicial de ese suelo se determinó por diferencia de peso, secando una muestra a 105°C durante 24 horas.

Cada serie experimental consistió en 24 microcosmos: 12 microcosmos de tipo I (**InTI**) con jaula (6 problemas con lombrices y 6 controles sin lombrices) y 12 microcosmos de tipo II (**InTII**) sin jaula (6 problemas con lombrices y 6 controles sin lombrices).

Los microcosmos de tipo I (**InTI**) consistieron en recipientes de plástico, de dimensiones 19 x 14 x 7 cm, en los que se situó una jaula central de 15 x 10 x 5 cm fabricada con una red de 2 mm de luz de malla que deja pasar libremente a los microartrópodos pero no a las lombrices. En cada microcosmos se colocaron 800 g de suelo seco (400 g dentro de la jaula y 400 g fuera), llevados al 20% de humedad y en el

interior de la jaula se introdujeron dos lombrices de 5.5 a 6 g (5.75 ± 0.25 g) de peso medio conjunto. Los microcosmos controles tenían las mismas características, pero sin lombrices.

Los microcosmos de tipo II (**InTII**) consistieron en recipientes de plástico, de dimensiones 19 x 14 x 7 cm, con 400 g de suelo seco llevado al 20% de humedad y dos lombrices de 5.5 a 6 g (5.75 ± 0.25 g) de peso medio conjunto, y con sus correspondientes controles sin lombrices.

El esquema de ambos tipos de experimentos se representa en la Figura III.1 y en la Figura III.2 puede verse una fotografía de uno de los microcosmos problema.

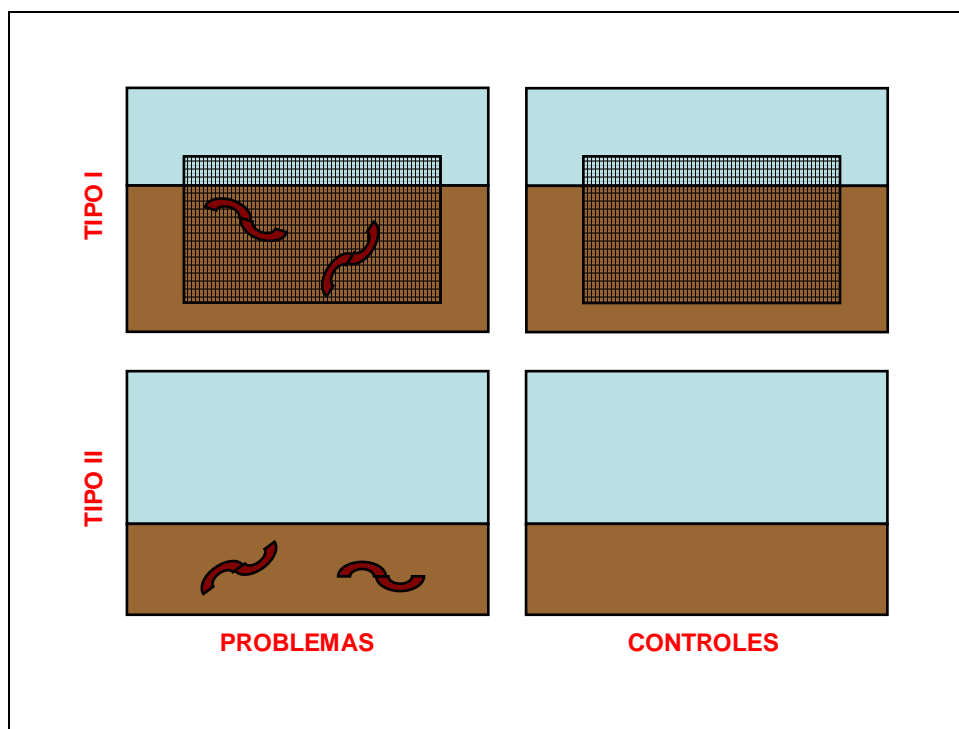


Figura III.1. Representación gráfica del diseño de los experimentos iniciales realizados en el año 2001 (**InTI** e **InTII**).



Figura III.2. Fotografía de uno de los microcosmos problema de los experimentos iniciales de tipo I. Pueden verse las lombrices en su interior y la cantidad de heces producidas.

Los experimentos de tipo I y de tipo II responden a objetivos distintos. En los experimentos de tipo I se pretende averiguar si los microartrópodos prefieren vivir en el suelo con lombrices (dentro de la jaula) o sin lombrices (fuera de la jaula). En los experimentos de tipo II se pretende observar la capacidad de supervivencia de los microartrópodos en presencia de las lombrices, ya que en este caso no pueden escapar de su efecto.

Los microcosmos se mantuvieron en una cámara de cultivo en oscuridad, a temperatura y humedad constantes y controladas (18 °C y 20% respectivamente) durante 21 días, tiempo suficiente para que las lombrices puedan consumir todo el suelo a su alcance, calculado en función de la tasa de ingestión, la carga intestinal, el tiempo de tránsito intestinal y la tasa de producción de heces de *H. elisae*, que es de aproximadamente 3.18 gramos de heces por gramo de lombriz y día en suelo natural (Díaz Cosín *et al.*, 1996; Díaz Cosín *et al.*, 2002; Ruiz, 2003).

Una vez transcurridos los 21 días se desmontaron los microcosmos, y se trataron por separado los suelos de dentro y fuera de la jaula (en los experimentos de tipo I), y los suelos con lombrices y sin lombrices (en los experimentos de tipo II). Los microartrópodos se extrajeron mediante el método Berlese-Tullgren (Krantz, 1978), se conservaron en líquido de Scheerpeltz (que consiste en una mezcla de 99% de alcohol

70°, y 1% de ácido acético y glicerina) y se trataron con los métodos habituales para su recuento, clasificación e identificación a la lupa, al nivel taxonómico más preciso posible.

Análisis estadísticos

La mayoría de los datos se estudiaron estadísticamente mediante ANOVA de una vía, después de verificar su normalidad mediante las pruebas de Shapiro–Wilkinson y Kolmogorov–Smirnov. Se compararon dos niveles experimentales en cada caso utilizando como factor fijo o variable independiente la situación, dentro o fuera de la jaula, en los experimentos de tipo I y la presencia o ausencia de lombrices (en los experimentos de tipo II). Los datos que no cumplían el supuesto de normalidad se analizaron mediante la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. El programa estadístico utilizado fue SPSS versión 8.0.1S.

III.2.B. Experimentos de defaunación

Los objetivos de este tipo de experimentos fueron, confirmar los resultados obtenidos en los experimentos anteriores, y observar la capacidad de supervivencia y recolonización de un hábitat o nicho de suelo por parte de los microartrópodos en presencia de las perturbaciones producidas por las lombrices.

Estos experimentos se llevaron a cabo de forma muy similar a los experimentos iniciales de tipo I (**InTI**) realizados durante el 2001. Durante el año 2002 se montaron dos tipos distintos de experimentos, un primer tipo de experimento en enero, que se denominó experimento de defaunación de tipo I (**DefTI**) y un segundo tipo en marzo denominado experimento de defaunación de tipo II (**DefTII**). En ambos experimentos se separaron previamente los microartrópodos de una muestra de 400 g de suelo recién

cogido en El Molar (tiempo 0). El suelo utilizado en los experimentos no se tamizó ni se defaunó, para mantener la comunidad natural de microartrópodos.

Cada tipo de experimento consistió en 12 microcosmos, 6 problemas con lombrices y 6 controles sin lombrices. Los microcosmos de ambos tipos de experimento tienen la misma estructura que los experimentos iniciales de tipo I (**InTI**) realizados en el año 2001. También consistían en recipientes de plástico, de dimensiones 19 x 14 x 7 cm, en los que se situó una jaula central de 15 x 10 x 5 cm, confeccionada con una red de 2 mm de luz de malla, dentro de la cual se colocaron las lombrices en los problemas. Esta vez se pretendía favorecer un compartimento u otro de los microcosmos, defaunando el suelo de dentro o de fuera de la jaula para observar el movimiento de las comunidades de microartrópodos en función de la presencia de las lombrices.

La defaunación del suelo se realizó mediante un método adaptado basado en los propuestos por Huhta *et al.* (1989), Wright *et al.* (1989) y Bruckner *et al.* (1995). Salmon *et al.* (2005) utilizaron también un método similar de defaunación basado en secado a 25 °C y congelación a -20 °C. En nuestros experimentos el suelo se congeló a -32 °C durante 24 horas y tras el proceso de descongelación (otras 24 horas aproximadamente), se calentó en una estufa a 60 °C durante otras 24 horas. Con este método se espera conseguir la desaparición de la mayor parte de la microfauna (como los microartrópodos) que no soportan esas temperaturas, pero no de la microflora, manteniendo así unas condiciones relativamente naturales del suelo. Se eligió el método de congelación y calentamiento, aunque no es el más efectivo, porque otros métodos de defaunación citados en la bibliografía, como microondas o biocidas, tienen fuertes efectos en las propiedades físico-químicas del suelo (como la capacidad de retención de agua) e incluso sobre las propiedades biológicas (Huhta *et al.*, 1989). También se

recomienda el uso de tratamientos control que hayan seguido el mismo tratamiento de defaunación.

Se comprobó la fiabilidad de la defaunación en los experimentos realizados extrayendo de varias muestras de suelo defaunado los posibles microartrópodos que podrían haber sobrevivido tras el proceso. En ningún caso se encontraron microartrópodos vivos en el suelo defaunado, por lo que se consideró este método como adecuado para los objetivos perseguidos.

En el primer tipo de experimento (**DefTI**) se defaunó el suelo del interior de la jaula, donde estaban las lombrices, y en el segundo tipo (**DefTII**) se defaunó el suelo de fuera de la jaula, donde no había lombrices. Tenemos, por tanto, dos situaciones distintas de partida, pues en los problemas del experimento de tipo I (**DefTI**) tenemos lombrices dentro de la jaula y microartrópodos fuera de ella, mientras que en los problemas del experimento de tipo II (**DefTII**) tenemos lombrices y microartrópodos juntos dentro de la jaula. El objetivo de realizar estos dos tipos de experimentos consiste en observar si varía el comportamiento y la capacidad de movimiento de cada grupo de microartrópodos en situaciones distintas respecto a la presencia o ausencia de las lombrices.

En cada microcosmos se colocaron 800 g de suelo seco (400 g dentro de la jaula y 400 g fuera), defaunado o sin defaunar según el caso, llevados al 20% de humedad. En el interior de la jaula de los problemas se introdujeron dos lombrices de 5.5 a 6 g (5.75 ± 0.25 g) de peso medio conjunto. Los microcosmos control se montaron con las mismas características pero sin lombrices. En la Figura III.3 puede verse una representación esquemática de ambos tipos de experimento.

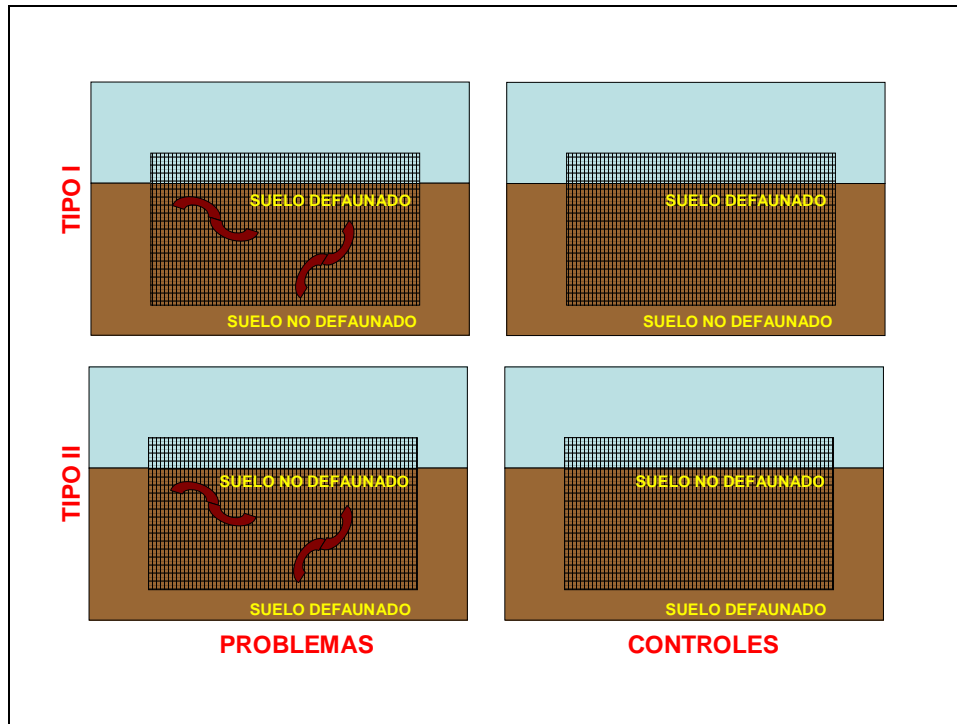


Figura III.3. Representación gráfica del diseño de los experimentos de defaunación realizados en el año 2002.

Las condiciones de cultivo fueron similares a las utilizadas en los experimentos iniciales (se mantuvieron en una cámara de cultivo en oscuridad a 13°C y al 20% de humedad durante 21 días). También se utilizaron los mismos métodos de separación e identificación de microartrópodos.

Análisis estadísticos

El tratamiento estadístico de los datos de cada nivel experimental se realizó comparando las medias mediante ANOVA de una vía con cinco niveles experimentales (tiempo 0, problema dentro, problema fuera, control dentro y control fuera), después de verificar la normalidad de los datos mediante las pruebas de Shapiro–Wilkinson y Kolmogorov–Smirnov, utilizando como factor fijo o variable independiente la categoría o nivel experimental. Las diferencias entre cada nivel experimental se observaron con el test de comparaciones múltiples de Duncan (prueba pos-hoc del ANOVA). El programa estadístico utilizado fue SPSS versión 8.0.1S.

III.2.C. Experimentos de larga duración

Estos experimentos se realizaron con el objetivo de observar si se producía el mismo efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos que en los experimentos anteriores, en condiciones de laboratorio más similares a las condiciones del campo y durante períodos mayores de tiempo.

Los experimentos se llevaron a cabo desde febrero a mayo de 2003 y tuvieron una duración de dos y cuatro meses. Consistieron en la preparación de cuatro mesocosmos con recipientes de plástico de 35 x 25 x 17 cm, donde se introdujeron 16 kg de suelo natural no tamizado de El Molar recogido a dos profundidades distintas (de 0 a 8 cm: capa 1 y de 8 a 16 cm: capa 2) que también se colocó por capas en el mesocosmos.

Se recogieron 6 muestras de 400 g de cada capa al comienzo del experimento para conocer la abundancia natural de microartrópodos en El Molar (tiempo 0). El experimento se montó con dos mesocosmos problema, cada uno con 12 lombrices maduras de unos 3 gramos de peso cada una, y dos mesocosmos control sin lombrices.

La cantidad de trabajo que hubiese supuesto poder montar 12 mesocosmos (6 problemas y 6 controles) con 16 Kg de suelo hizo inviable organizar este experimento de la misma forma que los anteriores, pero como no se quería renunciar a la información que podría suministrar este tipo de experimentos, se optó por realizar una versión reducida montando sólo dos mesocosmos problema y dos controles, por lo que los resultados que se obtuvieron se interpretaron teniendo en cuenta estas limitaciones del diseño experimental.

Los mesocosmos se mantuvieron a temperatura ambiente y humedad constante de 12%, humedad que el suelo de El Molar presentaba al comienzo de los experimentos,

añadiendo agua por diferencia de peso del mesocosmos cada semana. En la Figura III.4 se representan gráficamente estos experimentos.

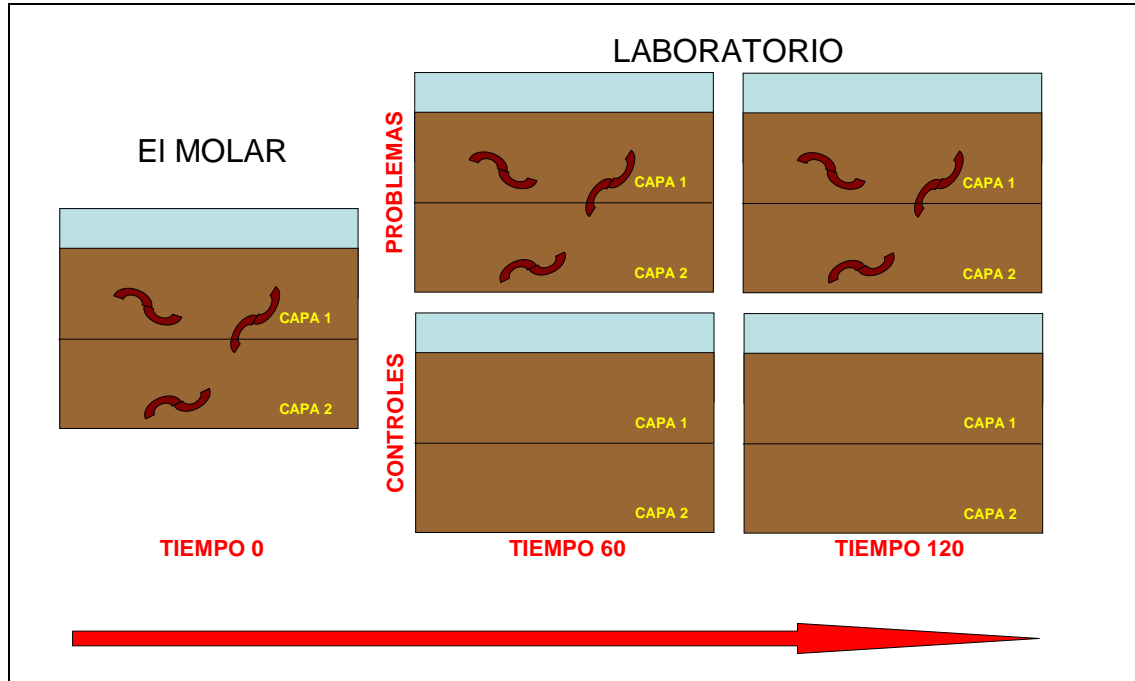


Figura III.4. Representación gráfica de las muestras recogidas en El Molar para tiempo 0 y del diseño de los experimentos de laboratorio de larga duración.

Dos de los mesocosmos (un problema y un control) se desmontaron a los 60 días y los otros dos a los 120. En los mesocosmos problema las lombrices se pesaron y contaron para ver su evolución a lo largo del experimento. De cada mesocosmo se tomaron 6 muestras de 400 gramos de suelo de cada capa para extraer los microartrópodos mediante el método habitual. Posteriormente se contaron e identificaron bajo lupa binocular y, sobre esos datos, se llevaron a cabo diversos análisis estadísticos.

Análisis estadísticos

Tras comprobar si las variables presentaban o no distribución normal con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, se realizaron ANOVA de diversos tipos sobre las variables con distribución normal, esta vez con tres factores distintos: presencia o ausencia de lombrices (factor *lombriz*), localización en las distintas capas del suelo (factor *capa*) y tiempo del experimento: 0, 60 o 120 días (factor *tiempo*).

En primer lugar se realizaron tres ANOVA unifactoriales, análisis que considera cada uno de los factores por separado. Pero con este tipo de análisis sencillos se pierde mucha información, y no se tiene en cuenta el efecto de las interacciones entre los tres factores. Por ello se realizó un ANOVA trifactorial, análisis que considera a la vez el efecto de los tres factores y detecta sus posibles interacciones.

Se observaron numerosas interacciones entre los factores, lo que resulta bastante complejo e invalida los efectos independientes de cada factor al mezclarse entre si, es decir, las variables se comportan de distinta manera ante un factor, según el nivel de los otros dos factores (por ejemplo, puede observarse un efecto del factor *lombriz* pero sólo a tiempo 60 y en la capa 2). Por ello finalmente se optó por dividir los datos por capas y realizar ANOVA bifactoriales, considerando sólo los otros dos factores: *lombriz* y *tiempo*, para cada capa por separado, lo que facilita la interpretación.

Sobre las variables que no presentaban una distribución normal también se separaron los datos por capas y se utilizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis, realizando luego test no paramétricos de comparaciones múltiples para detectar las diferencias entre cada nivel de cada factor, aplicando la corrección de Bonferroni para evitar efectos significativos por azar. Los paquetes estadísticos utilizados fueron SPSS 12.0, Statgraphics Plus 5.0 y SAS.

El tipo de experimento queda sintetizado gráficamente en la Figura III.5.

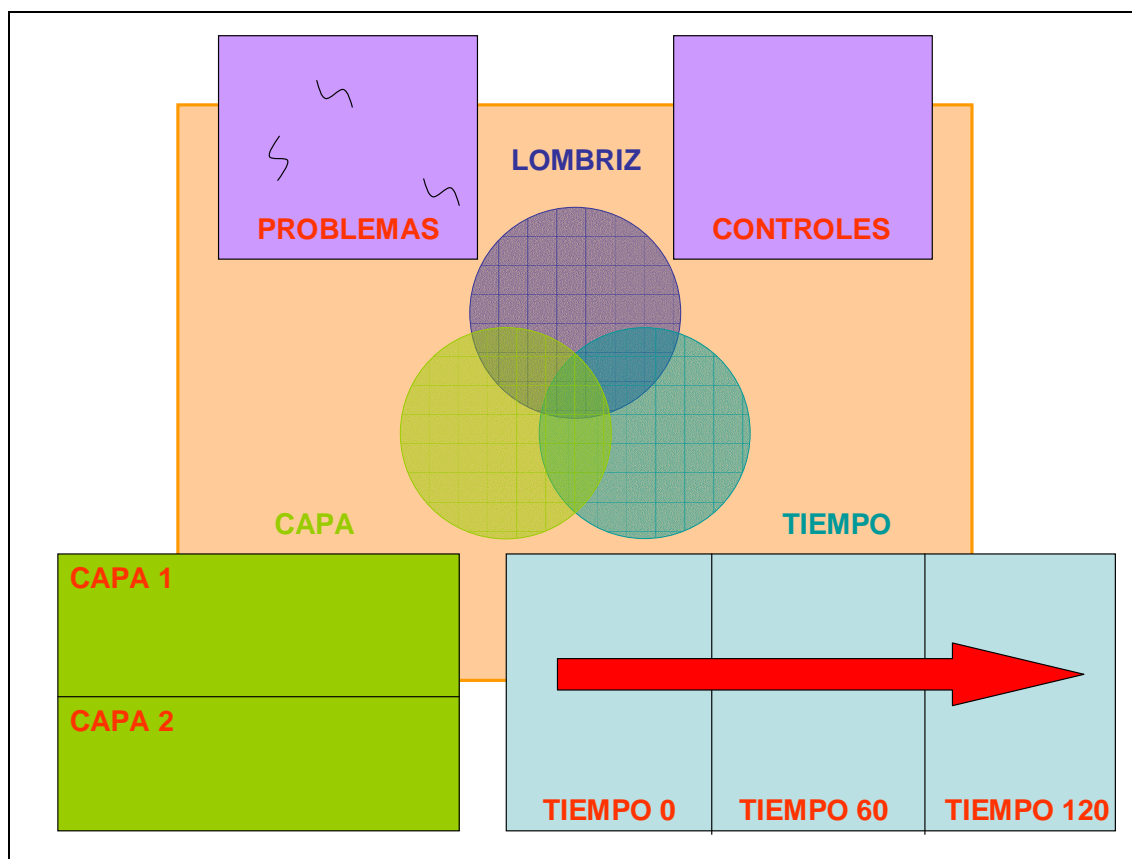


Figura III.5. Representación gráfica que sintetiza el efecto de los tres tipos de factores y su interacción en el experimento.

III.3. Resultados

III.3.A. Experimentos iniciales

Comunidad natural de El Molar (Tiempo 0)

En términos generales, la composición de la comunidad de microartrópodos del suelo de El Molar fue bastante estable a lo largo del año.

Dentro de la clase Collembola (colémbolos) la familia más numerosa fue Isotomidae (isotómidos), seguida del orden Poduromorpha (poduromorfos), no determinado a nivel de familia, salvo en el caso de la familia Onychiuridae (oniquiúridos). Se encontraron también ejemplares de las familias Entomobryidae (entomóbridos) y Sminthuridae (esmintúridos), según la clasificación de Jordana y Arbea (1989).

En lo relativo a los ácaros edáficos, se encontraron ejemplares de los cuatro subórdenes básicos: Mesostigmata o Gamasida (gamásidos), Astigmata o Acaridida (acarídidos), Prostigmata o Actinedida (actinédidos), de los cuales algunos autores separan la familia Tarsonemidae (tarsonémidos), y Oribatida (oribátidos), separados en Macropilina (inferiores) y Brachipilina (superiores), y estos últimos a su vez en Gymnonota (gimnonóticos) y Poronota (poronóticos), según la clasificación de Kranz (1978) o Dindal (1990).

En la Tabla III.1 puede verse un resumen de los grupos taxonómicos de microartrópodos encontrados en El Molar.

Clase Collembola (colémbolos)	Clase Acari (ácaros)
Orden Poduromorpha (poduromorfos)	Suborden Gamasida (gamásidos)
Familia Onychiuridae (oniquiúridos)	Suborden Acaridida (acarídeos)
Otras familias	Suborden Actinedida (actinédidos)
Orden Entomobryomorpha (entomobriomorfos)	Familia Tarsonemidae (tarsonémidos)
Familia Isotomidae (isotómidos)	Otras familias
Familia Entomobryidae (entomóbridos)	Suborden Oribatida (oribátidos)
Orden Symphypleona (sinfipleones)	Macropilina (oribátidos inferiores)
Familia Sminthuridae (esmintúridos)	Brachipilina (oribátidos superiores)
	Grupo Poronota (poronóticos)
	Grupo Gymnonota (gimnonóticos)

Tabla III.1. Esquema simplificado de la taxonomía de los microartrópodos encontrados en El Molar.

La evolución de las comunidades naturales de microartrópodos de El Molar (tiempo 0) a lo largo del año se muestra en la Figura III.6, en la que se representan colémbolos y ácaros por separado.

Puede apreciarse que los isotómidos y los poduromorfos son los colémbolos más abundantes, mientras que las otras familias están muy poco representadas. Entre los ácaros destacan los gamásidos y los oribátidos, aunque todos los grupos tienen una buena representación.

En casi todos los grupos se pueden distinguir dos picos de abundancia, uno en marzo y otro en octubre, que se corresponden con las dos estaciones normalmente más húmedas de El Molar.

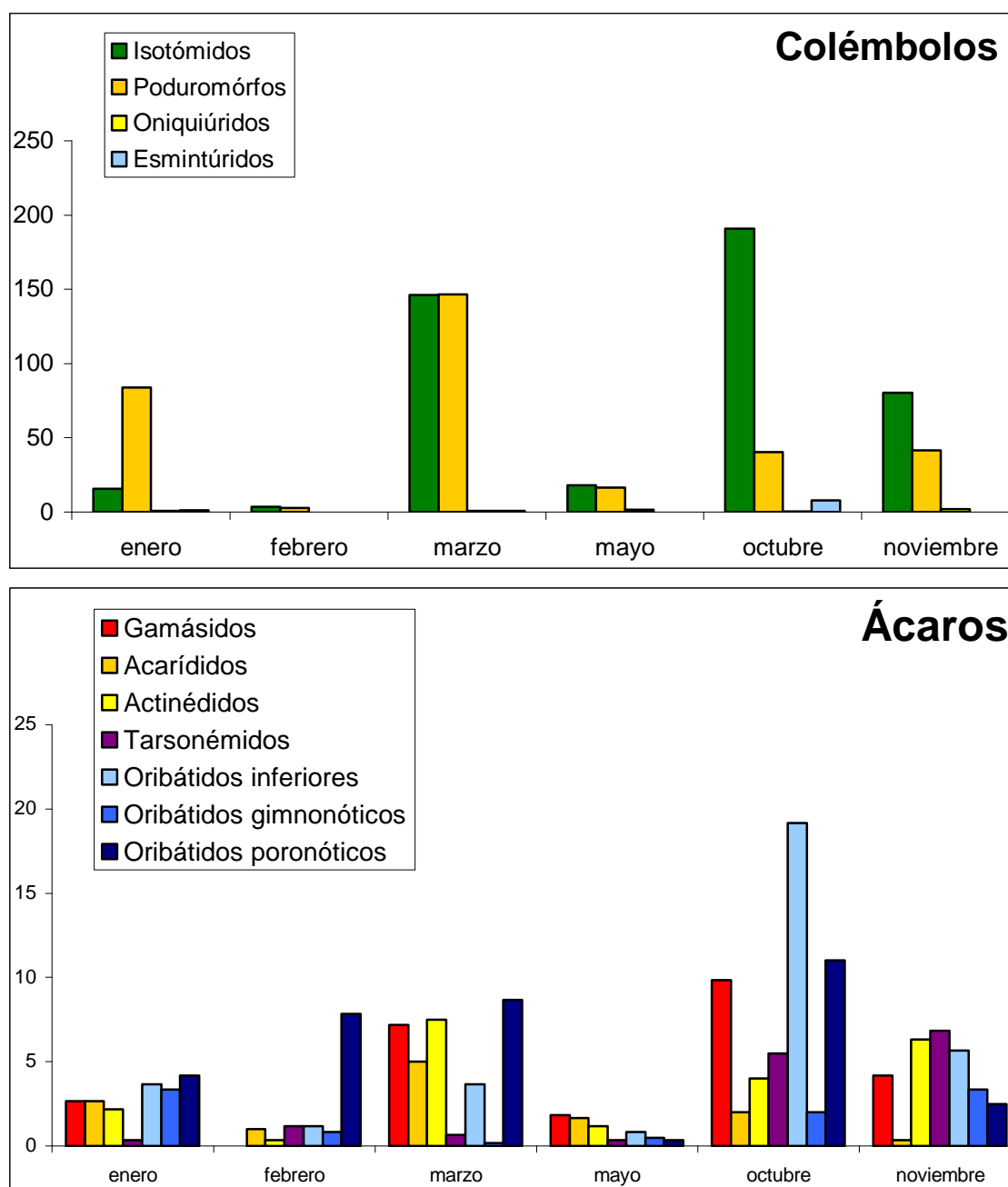


Figura III.6. Evolución temporal a lo largo del año de las abundancias medias naturales (tiempo 0) de los microartrópodos en El Molar. Abundancias referidas a 400 g de suelo.

Resultados experimentales

Los resultados de los microcosmos experimentales mostraron, en primer lugar, una drástica disminución de la abundancia de los colémbolos poduromorfos en relación al tiempo 0, en todas las estaciones y en ambos experimentos (**InTI** e **InTII**), lo que indica que las condiciones experimentales o el tratamiento del suelo utilizado en este trabajo les son desfavorables, por lo que no podemos sacar conclusiones fiables sobre este grupo.

Los colémbolos isotómidos, por el contrario, se vieron muy favorecidos, presentando grandes incrementos de abundancia especialmente en primavera y otoño. También los colémbolos esmintúridos y los ácaros gamásidos y oribátidos estuvieron bien representados. El resto de los grupos presentaron ligeros incrementos en primavera y otoño, pero en general son poco abundantes.

Las Figuras III.8 y III.9 muestran para los dos tipos de experimentos (**InTI** e **InTII**, respectivamente) un resumen de la evolución temporal a lo largo del año de las abundancias de los principales grupos de microartrópodos (colémbolos isotómidos y esmintúridos, y ácaros gamásidos y oribátidos).

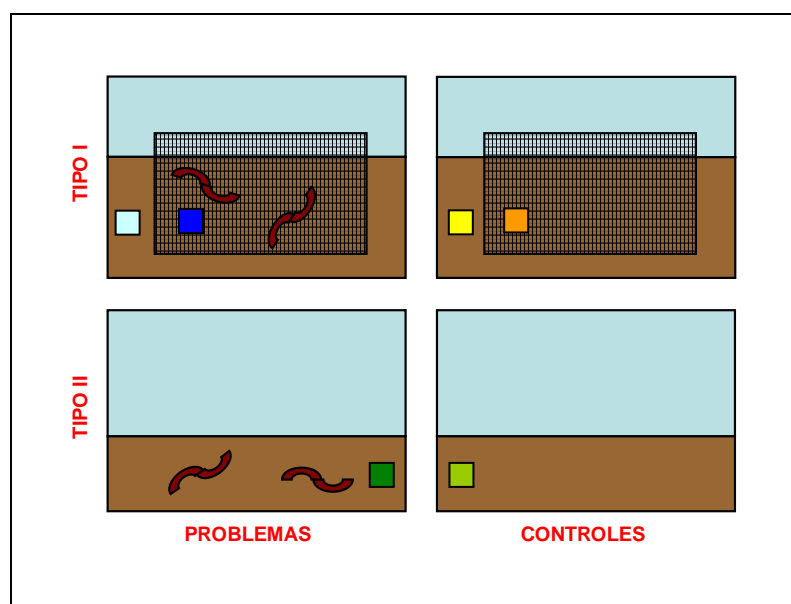


Figura III.7. Representación esquemática del código de colores utilizado en las Figuras III.8 y III.9.

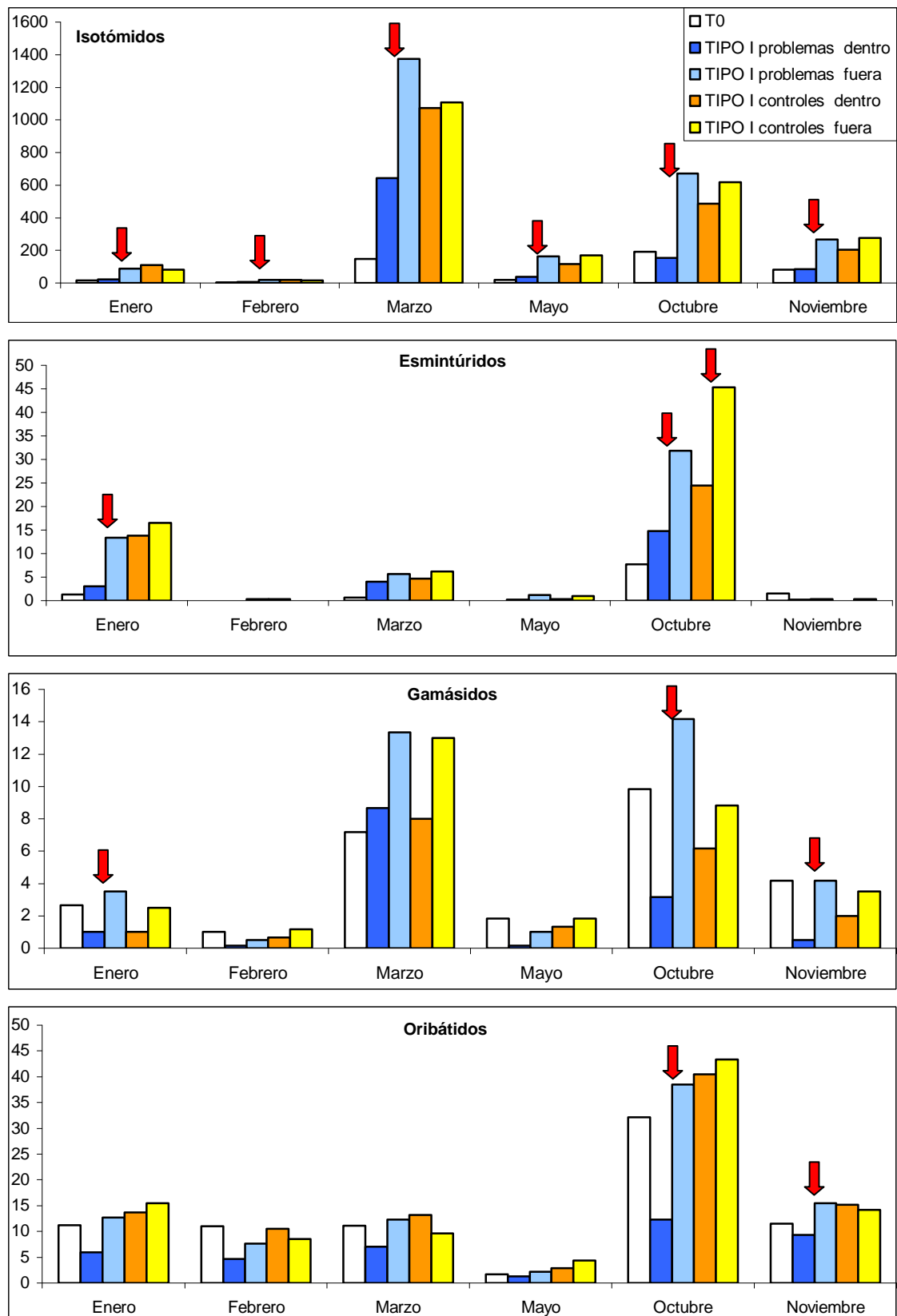


Figura III.8. Representación gráfica de las abundancias medias a lo largo del año para los grupos de microartrópodos más abundantes en cada categoría de los experimentos iniciales de tipo I (**InTI**). Abundancias referidas a 400 g de suelo. Las flechas rojas indican diferencias estadísticamente significativas entre dentro y fuera de la jaula.

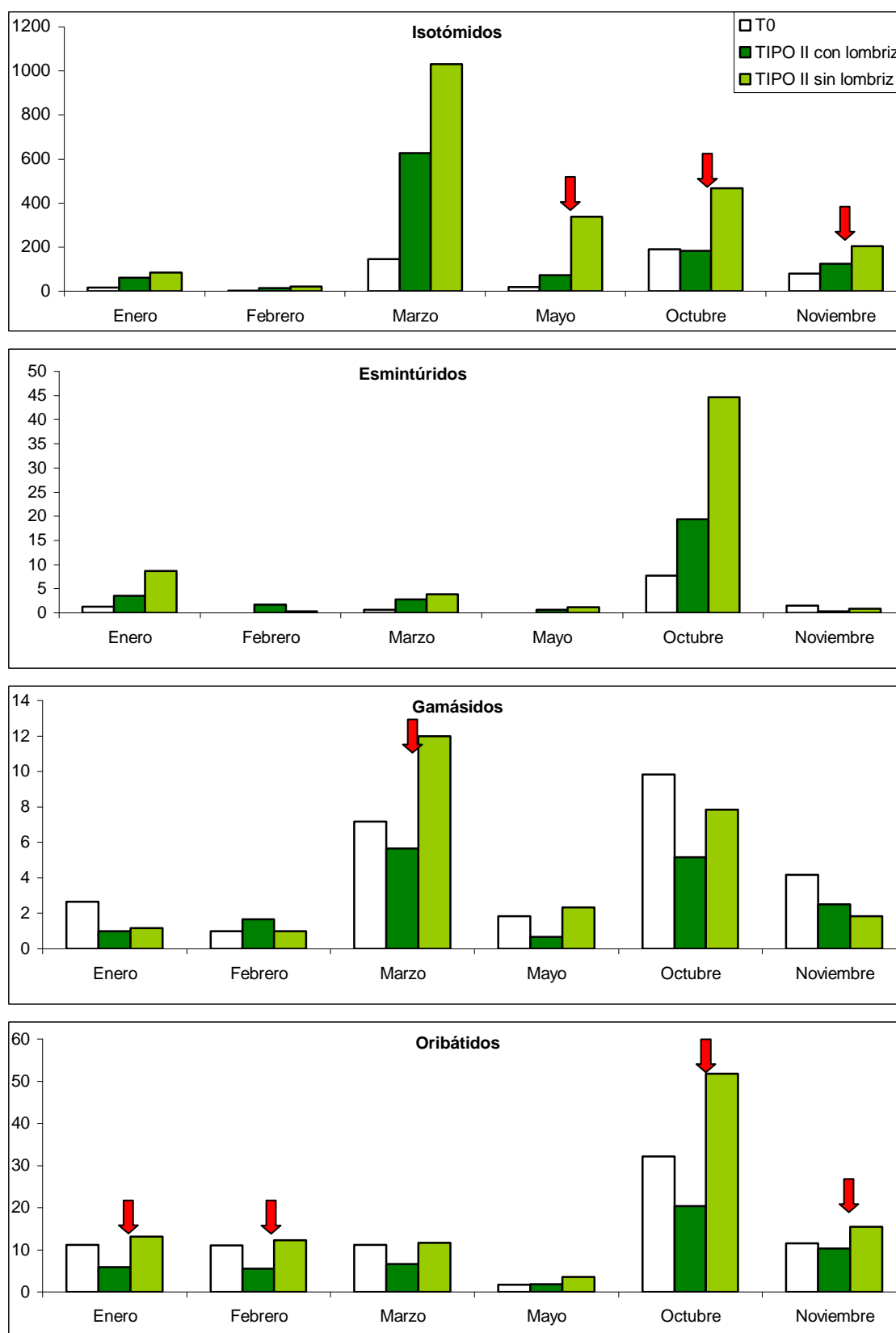


Figura III.9. Representación gráfica de las abundancias medias a lo largo del año para los grupos de microartrópodos más abundantes en cada categoría de los experimentos iniciales de tipo II (**InTII**). Abundancias referidas a 400 g de suelo. Las flechas rojas indican diferencias estadísticamente significativas entre microcosmos con y sin lombriz.

En enero, como puede apreciarse en la Tabla III.2, en los experimentos de tipo I (**InTI**) los microartrópodos siempre fueron menos abundantes dentro que fuera de la jaula en los problemas, tendencia que resultó ser estadísticamente significativa en isotómidos, esmintúridos, gamásidos y oribátidos superiores gimnonóticos. En los controles hubo bastante variabilidad, pero los resultados nunca llegaron a ser estadísticamente significativos.

En los experimentos de tipo II (**InTII**) algunos grupos (isotómidos, esmintúridos, acarídidos, actinédidos y oribátidos) fueron más abundantes sin lombrices, aunque los resultados sólo fueron estadísticamente significativos para algunos tipos de oribátidos.

Tabla III.2: enero	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	15.83	23.00	86.33	108.67	81.00	60.16	85.33
		F=7.186 p=0.023		F=1.013 p=0.338		F=2.577 p=0.139	
Poduromorfos	84.00	1.67	2.83	0.83	0.67	7.16	5.00
		F=0.582 p=0.463		U=17.00 p=0.937		F=0.315 p=0.587	
Oniquiúridos	0.00	0.33	0.50	0.33	0.50	0.50	0.50
		U=13.50 p=0.485		U=13.50 p=0.485		U=16.50 p=0.818	
Entomóbridos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		---		---		---	
Esmintúridos	1.33	3.00	13.33	13.83	16.50	3.50	8.66
		F=9.118 p=0.013		F=0.206 p=0.66		U=13.00 p=0.485	
Gamásidos	2.66	1.00	3.50	1.00	2.50	1.00	1.16
		F=5.00 p=0.049		U=7.00 p=0.093		F=0.172 p=0.687	
Acarídidos	2.66	1.16	2.83	2.83	5.00	3.33	7.33
		F=3.247 p=0.102		F=1.06 p=0.327		F=2.195 p=0.169	
Actinédidos	2.16	0.00	1.33	2.50	2.33	0.83	1.66
		U=9.00 p=0.18		F=0.023 p=0.883		U=16.00 p=0.818	
Tarsonémidos	0.33	2.16	6.66	1.00	3.16	2.66	2.66
		U=7.00 p=0.093		F=2.394 p=0.153		U=13.00 p=0.485	
Oribátidos totales	11.16	6.00	12.66	13.66	15.5	5.83	13.16
		U=6.50 p=0.106		F=0.268 p=0.616		F=6.411 p=0.03	
Oribátidos inferiores	3.66	2.33	2.83	5.33	7.16	2.00	7.16
		F=0.249 p=0.629		F=0.646 p=0.44		F=8.445 p=0.016	
Oribátidos superiores gimnonóticos	3.33	1.33	5.16	3.83	4.83	2.16	2.33
		U=3.00 p=0.015		F=0.443 p=0.521		F=0.022 p=0.885	
Oribátidos superiores poronóticos	4.16	2.33	4.66	4.50	3.50	1.66	3.66
		U=7.00 p=0.093		F=0.423 p=0.53		F=5.294 p=0.044	

Tabla III.2. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en enero del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

En febrero (Tabla III.3) las tendencias fueron similares a las encontradas en enero. En los experimentos de tipo I (**InTI**) las abundancias de casi todos los grupos de microartrópodos también fueron mayores fuera de la jaula en los problemas, aunque las medias sólo fueron significativamente distintas para isotómidos y poduromorfos. En los controles las medias fueron similares sin diferencias significativas.

En los experimentos de tipo II (**InTII**) los isotómidos y los oribátidos fueron más abundantes en los microcosmos sin lombriz, aunque el resultado sólo fue significativo para los oribátidos totales y superiores gimnonóticos.

Tabla III.3: febrero	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	3.50	7.16	17.33	19.16	16.16	14.00	21.66
		F=14.08 p=0.004		F=0.18 p=0.673		F=2.84 p=0.122	
Poduromorfos	2.66	0.16	2.00	2.66	1.33	1.16	1.16
		U=2.50 p=0.009		F=2.16 p=0.172		U=15.00 p=0.699	
Oniquiúridos	0.16	0.00	0.16	0.50	0.00	0.16	0.00
		U=15.00 p=0.699		U=9.00 p=0.180		U=15.00 p=0.699	
Entomóbridos	0.16	0.00	0.00	0.00	1.66	0.00	0.00
		---		U=15.00 p=0.699		---	
Esmintúridos	0.00	0.00	0.33	0.33	0.00	1.66	0.33
		U=15.00 p=0.699		U=15.00 p=0.699		U=15.00 p=0.699	
Gamásidos	1.00	0.16	0.50	0.66	1.16	1.66	1.00
		U=14.50 p=0.589		F=0.75 p=0.296		U=8.00 p=0.132	
Acarídidos	0.33	0.16	0.16	1.00	0.33	0.33	0.33
		U=18.00 p=1.000		U=16.00 p=0.818		U=18.00 p=1.000	
Actinédidos	1.16	0.00	0.33	0.66	1.00	0.33	0.50
		U=12.00 p=0.394		U=13.00 p=0.485		U=17.50 p=0.937	
Tarsonémidos	1.16	0.83	0.50	1.16	1.16	0.16	1.00
		U=15.00 p=0.699		F=0.00 p=1.000		U=8.00 p=0.132	
Oribátidos totales	11.00	4.67	7.67	10.50	8.50	5.50	12.33
		F=2.79 p=0.126		F=1.64 p=0.229		F=0.74 p=0.022	
Oribátidos inferiores	0.83	0.50	0.83	1.50	1.66	0.83	1.50
		U=14.50 p=0.589		F=0.36 p=0.852		F=1.29 p=0.282	
Oribátidos superiores gimnonóticos	7.83	2.16	3.66	5.00	3.83	2.66	8.16
		F=1.29 p=0.282		F=1.05 p=0.329		F=6.97 p=0.025	
Oribátidos superiores poronóticos	2.33	2.00	3.16	4.00	3.00	2.00	2.66
		F=1.52 p=0.246		F=0.83 p=0.383		F=0.40 p=0.541	

Tabla III.3. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en febrero del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

En marzo (Tabla III.4) se observa un gran aumento de abundancia, sobre todo en isotómidos y poduromorfos, respecto al invierno. En los microcosmos problema de los experimentos de tipo I (**InTI**) casi todos los grupos presentan más abundancia fuera de la jaula, aunque sin diferencias significativas excepto para los isotómidos. En los controles se observan resultados variables según los grupos, pero las diferencias entre medias fueron pequeñas y en ningún caso significativas.

En los microcosmos de tipo II (**InTII**) casi todos los grupos son más abundantes en ausencia que en presencia de lombrices, aunque la diferencia de medias sólo fue estadísticamente significativa para los gamásidos.

Tabla III.4: marzo	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	146.0	643.67	1375.17	1074.50	1106.50	627.33	1031.67
		F=20.16 p=0.001		F=0.05 p=0.819		F=4.19 p=0.068	
Poduromorfos	146.6	0.67	0.83	0.17	0.00	1.00	1.00
		U=16.00 p=0.818		U=15.00 p=0.699		U=17.50 p=0.937	
Oniquiúridos	0.83	0.67	0.00	0.17	0.00	0.50	0.50
		U=12.00 p=0.394		U=15.00 p=0.699		U=16.50 p=0.818	
Entomóbridos	1.17	0.00	0.67	0.17	0.00	1.67	0.00
		U=6.00 p=0.065		U=15.00 p=0.699		U=9.00 p=0.18	
Esmintúridos	0.67	4.00	5.67	4.67	6.17	2.83	3.83
		F=0.34 p=0.568		F=0.23 p=0.64		F=0.15 p=0.701	
Gamásidos	7.17	8.67	13.33	8.00	13.00	5.67	12.00
		F=2.71 p=0.13		F=1.71 p=0.22		U=2.00 p=0.009	
Acarídidos	5.00	5.33	6.17	9.00	8.50	6.50	14.50
		F=0.20 p=0.661		F=0.04 p=0.845		U=9.00 p=0.18	
Actinédidos	7.50	0.50	1.17	1.67	0.33	1.50	1.17
		U=10.50 p=0.24		U=10.00 p=0.24		F=0.13 p=0.719	
Tarsonémidos	0.67	1.17	1.17	2.00	2.67	1.50	3.00
		U=14.50 p=0.589		U=10.00 p=0.24		F=1.42 p=0.261	
Oribátidos totales	11.16	7.00	12.33	13.16	9.66	6.66	11.66
		F=2.47 p=0.147		F=2.41 p=0.151		F=4.61 p=0.057	
Oribátidos inferiores	3.67	0.17	0.83	1.33	0.83	1.00	1.17
		U=14.50 p=0.589		U=12.50 p=0.394		U=16.00 p=0.818	
Oribátidos superiores gimnonóticos	0.17	1.83	2.00	5.00	3.33	1.17	2.83
		F=0.01 p=0.894		F=1.56 p=0.24		U=6.00 p=0.065	
Oribátidos superiores poronóticos	8.67	5.00	9.50	6.83	5.50	4.50	7.67
		F=2.95 p=0.116		F=0.69 p=0.423		F=4.64 p=0.057	

Tabla III.4. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en marzo del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

En mayo se produjo un descenso fuerte de la población respecto a marzo en todos los niveles experimentales. Sólo los isotómidos mantuvieron una abundancia normal, aunque también mucho más baja que en otros meses. Este grupo presentó las mismas tendencias que en experimentos anteriores (Tabla III.5).

Así, en los experimentos de tipo I (**InTI**) los isotómidos son significativamente más abundantes fuera que dentro de la jaula en los problemas, mientras que en los controles las medias son similares.

En los experimentos de tipo II (**InTII**) los isotómidos son significativamente más abundantes en los microcosmos sin lombriz.

Tabla III.5: mayo	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	17.83	36.66	161.66	115.00	169.33	73.16	338.00
		F=23.32 p=0.001		F= 2.99 p=0.114		U=4.50 p=0.026	
Poduromorfos	16.50	0.33	0.16	0.16	0.16	0.33	0.50
		U=17.50 p=0.937		U=28.00 p=1.000		U=15.50 p=0.699	
Oniquiúridos	1.50	0.00	0.33	1.16	1.16	0.00	1.33
		U=12.00 p=0.394		U=17.00 p=0.937		U=6.00 p=0.065	
Entomóbridos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		---		---		---	
Esmintúridos	0.00	0.16	1.16	0.33	1.00	0.66	1.16
		U=11.50 p=0.310		U=10.00 p=0.240		U=12.50 p=0.394	
Gamásidos	1.83	0.16	1.00	1.33	1.83	0.66	2.33
		U=8.50 p=0.132		F=0.31 p=0.590		U=12.50 p=0.394	
Acarídeos	1.66	1.16	0.50	1.00	4.16	0.50	2.66
		U=14.50 p=0.589		U=13.00 p=0.485		U=7.50 p=0.093	
Actinédidos	1.16	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16
		U=15.00 p=0.699		---		U=15.00 p=0.699	
Tarsonémidos	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		---		---		---	
Oribátidos totales	1.67	1.33	2.16	2.83	4.33	1.83	3.50
		F=1.03 p=0.33		F=0.78 p=0.39		F=1.79 p=0.21	
Oribátidos inferiores	0.83	0.33	0.33	0.83	0.5	0.66	0.33
		U=18.00 p=1.000		F=0.42 p=0.485		U=14.00 p=0.589	
Oribátidos superiores gimnonóticos	0.50	0.50	1.00	1.66	3.33	0.66	1.83
		U=13.50 p=0.485		F=1.78 p=0.211		U=17.00 p=0.937	
Oribátidos superiores poronóticos	0.33	0.50	0.83	0.33	0.50	0.50	1.33
		U=15.00 p=0.699		U=17.00 p=0.937		U=7.50 p=0.093	

Tabla III.5. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en mayo del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

En octubre (Tabla III.6) se repitió la tendencia. En los microcosmos de tipo I (**InTI**) de los problemas casi todos los grupos fueron más abundantes fuera de la jaula, siendo las diferencias estadísticamente significativas para isotómidos, esmintúridos, gamásidos, actinédidos y oribátidos. En los controles algunos grupos de microartrópodos fueron más abundantes fuera de la jaula, aunque sólo los esminturidos fueron significativamente más abundantes fuera de la jaula y los poduromorfos dentro.

En los microcosmos de tipo II (**InTII**) la abundancia de casi todos los grupos fue mayor en ausencia de lombrices, existiendo diferencias significativas en isotómidos, poduromorfos, tarsonémidos y en casi todos los grupos de oribátidos.

Tabla III.6: octubre	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	190.8	154.33	672.16	487.83	618.83	182.66	468.16
		F=113.25 p=0.000		F=1.68 p=0.223		F=23.69 p=0.001	
Poduromorfos	40.16	2.50	5.33	38.00	25.16	22.33	76.16
		F=1.44 p=0.257		F=6.36 p=0.03		F=22.65 p=0.001	
Oniquiúridos	0.50	0.33	0.16	0.50	0.16	0.00	1.00
		U=15.00 p=0.699		U=14.50 p=0.589		F=3.75 p=0.082	
Entomóbridos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		---		---		---	
Esmintúridos	7.66	14.83	31.83	24.50	45.33	19.33	44.66
		F=6.96 p=0.025		F=9.02 p=0.013		F=3.69 p=0.083	
Gamásidos	9.83	3.16	14.16	6.16	8.83	5.16	7.83
		U=1.50 p=0.004		F=1.38 p=0.266		F=2.97 p=0.115	
Acarídidos	2.00	0.00	0.00	0.16	0.83	0.16	1.33
		---		U=11.00 p=0.31		U=11.00 p=0.31	
Actinédidos	4.00	0.66	3.16	7.83	5.66	2.83	1.83
		U=4.00 p=0.026		F=0.36 p=0.557		F=0.45 p=0.514	
Tarsonémidos	5.50	2.00	4.00	3.50	4.50	1.16	7.66
		F=1.93 p=0.194		F=0.32 p=0.583		F=7.44 p=0.021	
Oribátidos totales	32.16	12.33	38.50	40.50	43.33	20.33	51.83
		F=73.66 p=0.000		F=0.42 p=0.527		F=22.89 p=0.001	
Oribátidos inferiores	19.16	7.50	18.66	25.33	25.33	10.83	34.00
		U=0.50 p=0.002		F=0.00 p=1.000		F=18.53 p=0.002	
Oribátidos superiores gimnonóticos	2.00	1.00	4.83	5.66	6.16	1.16	5.50
		F=16.42 p=0.002		F=0.51 p=0.827		F=18.57 p=0.002	
Oribátidos superiores poronóticos	11.00	3.83	15.00	9.50	11.83	8.33	12.33
		F=36.37 p=0.000		F=1.00 p=0.339		F=2.41 p=0.151	

Tabla III. 6. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en octubre del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

En noviembre los grupos presentaron tendencias similares (Tabla III.7). En los problemas del experimento de tipo I (**InTI**) muchos de los grupos presentaron abundancias mayores fuera que dentro de la jaula, aunque la diferencia de medias sólo fue estadísticamente significativa para los isotómidos, los gamásidos y los oribátidos totales. Los controles presentaron abundancias similares excepto en tarsonémidos, donde la abundancia fuera de la jaula fue significativamente mayor que dentro.

En los experimentos de tipo II (**InTII**) las medias de muchos grupos también fueron, en general, mayores sin lombriz, llegando a ser significativamente mayores en tres casos, isotómidos, actinédidos y oribátidos totales.

Tabla III.7: noviembre	T0	tipo I (InTI)				tipo II (InTII)	
		problemas		controles		con lombriz	sin lombriz
		dentro	fuera	dentro	fuera		
Isotómidos	80.50	84.83	268.16	202.50	276.83	125.33	203.50
		U=1.00 p=0.004		F=3.48 p=0.092		F=11.13 p=0.008	
Poduromorfos	41.50	4.66	2.33	5.66	3.33	8.00	18.83
		F=2.45 p=0.149		F=1.97 p=0.190		F=3.48 p=0.092	
Oniquiúridos	2.00	0.66	0.33	0.66	1.5	0.33	2.00
		U=13.00 p=0.485		U=17.00 p=0.937		U=0.28 p=0.394	
Entomóbridos	1.50	0.16	0.33	0.00	0.33	0.33	0.83
		U=15.00 p=0.699		U=12.0 p=0.394		U=0.21 p=0.310	
Esmintúridos	0.00	1.50	2.83	2.83	4.00	4.00	3.33
		F=2.38 p=0.153		F=0.67 p=0.432		F=0.12 p=0.736	
Gamásidos	4.16	0.50	4.16	2.00	3.50	2.50	1.83
		U=1.50 p=0.004		F=2.28 p=0.161		U=0.27 p=0.310	
Acarídidos	0.33	0.16	0.00	0.16	0.50	0.16	0.33
		U=15.00 p=0.699		U=12.00 p=0.394		U=0.90 p=0.937	
Actinédidos	6.33	1.00	2.66	3.83	6.33	1.50	6.16
		F=2.84 p=0.123		F=01.87 p=0.201		F=17.04 p=0.002	
Tarsonémidos	6.83	7.83	14.33	5.00	11.33	4.66	11.00
		F=1.91 p=0.197		U=2.50 p=0.009		F=4.33 p=0.064	
Oribátidos totales	11.50	9.33	15.50	15.16	14.16	10.33	15.50
		F=4.69 p=0.05		F=0.08 p=0.78		F=6.97 p=0.02	
Oribátidos inferiores	5.66	5.33	9.16	8.83	7.16	6.33	8.83
		F=2.43 p=0.157		F=0.32 p=0.581		F=2.12 p=0.175	
Oribátidos superiores gimnonóticos	3.33	2.16	5.00	4.50	4.83	2.33	4.16
		F=2.34 p=0.157		F=0.13 p=0.719		F=2.09 p=0.179	
Oribátidos superiores poronóticos	2.50	1.83	1.33	1.83	2.16	1.66	2.50
		F=0.91 p=0.360		U=15.50 p=0.699		F=1.40 p=0.263	

Tabla III.7. Abundancias medias de microartrópodos en 400 g de suelo obtenidas en los experimentos iniciales realizados en noviembre del año 2001. T0 = tiempo 0. Se indica el valor de p y su significación (en rojo cuando $p < 0.05$), y de los estadísticos F (ANOVA) y U (U de Mann-Whitney) según el tipo de análisis realizado.

III.3.B. Experimentos de defaunación

Experimento de defaunación de tipo I (DefTI)

En este primer tipo de experimento se colocó el suelo defaunado en el interior de la jaula y el suelo no defaunado en el exterior. Por tanto al comienzo del experimento, había lombrices dentro de la jaula y microartrópodos fuera. En la Tabla III.8 pueden verse los valores medios de las abundancias de cada taxón de microartrópodos en cada nivel experimental y los resultados del ANOVA. Como puede verse, en la mayoría de los casos el ANOVA resultó estadísticamente significativo. A partir del análisis de Duncan se observó la diferencia entre cada nivel experimental.

Experimento tipo I (DefTI)	Tiempo 0	problemas		controles		Análisis	
Grupo		dentro	fuera	dentro	fuera	F (ANOVA)	valor de p
Isotómidos	7.17 a	2.33 a	16.16 b	4.66 a	3.50 a	7.157	0.001
Poduromorfos	15.83 b	1.00 a	5.66 a	0.83 a	1.00 a	14.403	0.000
Oniquiúridos	1.00	0.00	1.16	0.17	0.83	2.449	0.072
Entomóbridos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	---	---
Esmintúridos	0.83	0.33	1.16	3.00	2.66	1.485	0.237
Gamásidos	5.00 b	0.50 a	4.66 b	3.16 b	5.00 b	4.572	0.007
Acarídidos	8.67 b	1.33 a	2.67 a	5.83 ab	3.83 ab	3.047	0.036
Actinédidos	1.50	0.50	0.67	1.33	2.00	1.025	0.413
Tarsonémidos	6.50 abc	2.83 ab	2.00 a	10.67 c	7.83 bc	3.777	0.016
Oribátidos inferiores	8.17 b	1.50 a	6.33 b	0.83 a	3.17 a	8.706	0.000
Oribátidos superiores gimnonóticos	8.50 c	0.00 a	6.67 c	0.33 a	3.83 b	16.244	0.000
Oribátidos superiores poronóticos	3.50 bc	0.17 a	6.17 c	1.00 ab	3.33 bc	6.305	0.001
Otros artrópodos	4.33 b	1.33 a	2.17 a	2.83 ab	1.17 a	4.351	0.008

Tabla III.8. Abundancias medias de los diferentes taxones de microartrópodos en los 400 g de suelo de cada nivel experimental y datos de F y de p (en rojo cuando $p < 0.05$) de los ANOVA realizados para el experimento de defaunación de tipo I: **DefTI** (suelo defaunado dentro, suelo sin defaunar fuera). Diferentes letras indican niveles significativamente distintos.

Los únicos grupos de colémbolos en los que se observó un efecto estadísticamente significativo fueron los isotómidos y los poduromorfos. Los colémbolos isotómidos fueron significativamente más abundantes fuera de la jaula en los problemas (donde no había lombrices y el suelo no estaba defaunado) que en el resto de los niveles experimentales (Figura III.10). Esto supone que, al ser la abundancia de isotómidos en los problemas mayor fuera que dentro, éstos no fueron capaces de colonizar el interior de la jaula, donde estaban las lombrices. Sin embargo, la abundancia fue similar dentro y fuera de la jaula en los controles. Por tanto, los isotómidos estaban colonizando el interior de la jaula en los controles, donde no había lombrices.

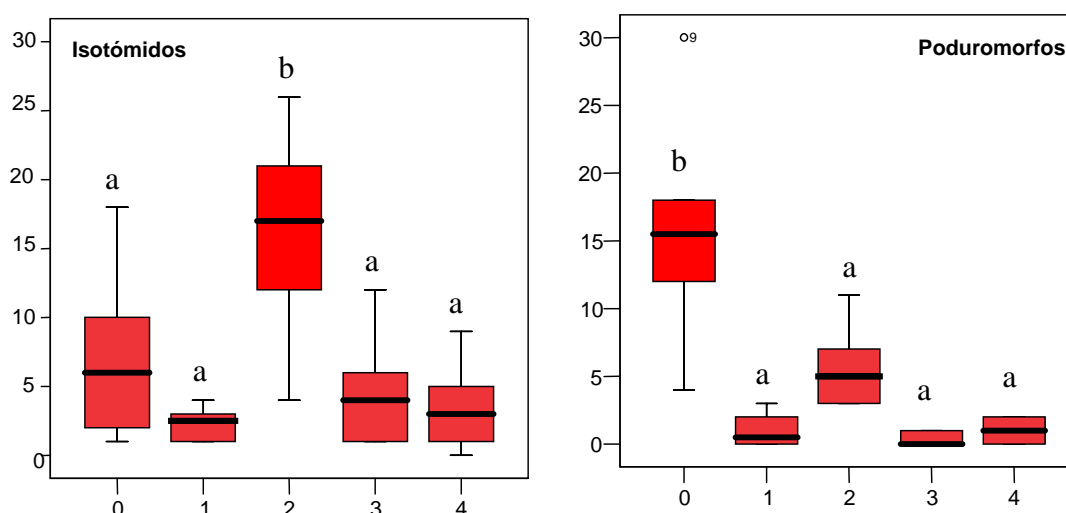


Figura III.10. Abundancias de dos de los grupos de colémbolos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Los poduromorfos presentaron una abundancia significativamente mayor a tiempo 0 que, como en los experimentos iniciales, también disminuyó mucho durante el experimento (Figura III.10). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre los distintos niveles experimentales, pero puede apreciarse que la abundancia fuera de la

jaula en los problemas también fue ligeramente mayor que en el resto, por lo que pueden deducirse conclusiones similares a las de los isotómidos.

Los demás grupos de colémbolos presentaron abundancias muy bajas y no se pudo apreciar ninguna tendencia.

Dentro de los ácaros se observó un efecto significativo en casi todos los grupos. Los gamásidos presentaron un patrón similar al que presentaban los isotómidos, pues la abundancia fuera de la jaula fue significativamente mayor que dentro en los problemas, mientras que las abundancias dentro y fuera en los controles fueron similares (Figura III.11). Por tanto, los gamásidos tampoco llegaron a entrar en la jaula cuando había lombrices, pero sí entraron cuando no las había.

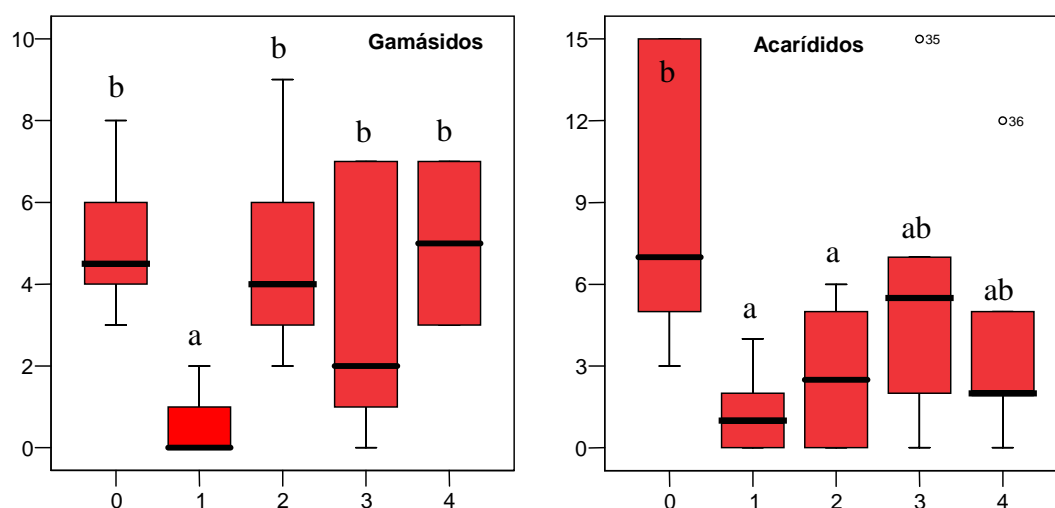


Figura III.11. Abundancias de ácaros gamásidos y acarídidos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Los acarídidos mostraron, igual que los colémbolos poduromorfos, una abundancia significativamente mayor a tiempo 0, dándose una disminución de sus abundancias durante el experimento (Figura III.11). En el resto de niveles experimentales no se detectó ninguna diferencia significativa.

Los actinédidos presentaron abundancias muy bajas y sin tendencias claras, excepto para la familia de los tarsonémidos (Figura III.12). Este grupo no presentó ninguna diferencia significativa entre las abundancias de dentro y fuera de la jaula, ni en los problemas ni en los controles, aunque las abundancias en los controles fueron mayores que en los problemas, lo que demuestra que el suelo no es del todo homogéneo. Esto implica que los tarsonémidos, o al menos algunas especies, tendían a desplazarse hacia el interior de la jaula hubiera o no hubiera lombriz.

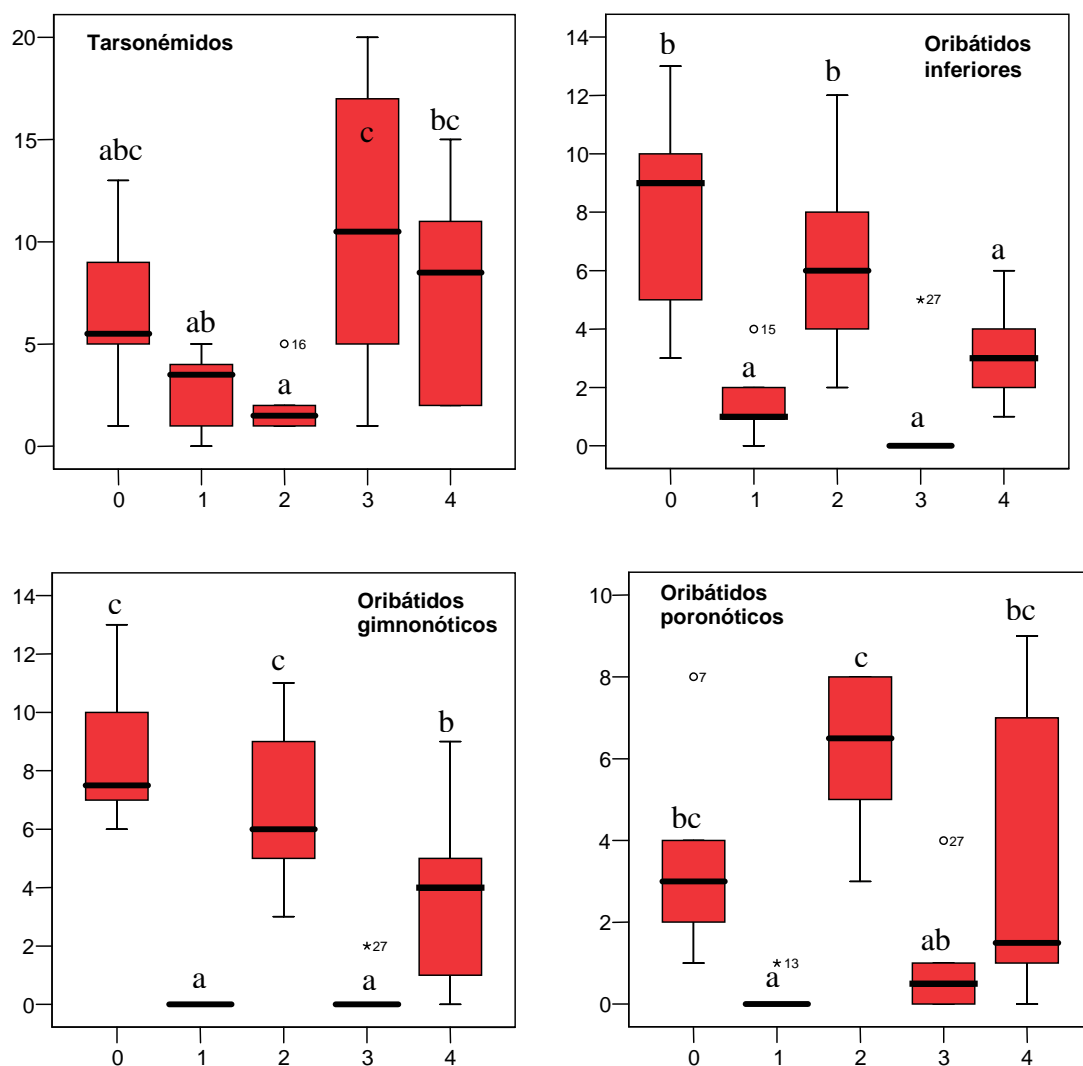


Figura III.12. Abundancias de ácaros tarsonémidos y oribátidos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Los ácaros oribátidos inferiores presentaron en los problemas una abundancia significativamente mayor fuera que dentro de la jaula, mientras que en los controles no llegaron a darse diferencias estadísticamente significativas entre ambos compartimentos (Figura III.12). Sin embargo, también en los controles la abundancia fuera de la jaula fue mayor que dentro, aunque esta diferencia no llegó a ser estadísticamente significativa.

Los oribátidos superiores, tanto gimnonóticos como poronóticos (Figura III.12), presentaron un patrón similar. Tanto en los problemas como en los controles las abundancias fuera de la jaula fueron mayores que dentro, normalmente de forma estadísticamente significativa. Ningún grupo de ácaros oribátidos, por tanto, llegó a colonizar la jaula, hubiera o no lombrices. Posiblemente se trate de un grupo con poca capacidad de movimiento, al menos en estas condiciones experimentales.

El resto de artrópodos mostraron abundancias muy bajas, sin presentar tendencias claras.

Los microartrópodos mostraron por tanto dos tipos de comportamientos en este experimento de defaunación de tipo I (**DefTI**). Por un lado, ciertos grupos como los colémbolos isotómidos y poduromorfos y los ácaros gamásidos, presentaron tendencia a colonizar el suelo defaunado del interior de la jaula cuando no había lombrices, es decir, en los controles, buscando quizás algún recurso alimenticio, pero no fueron capaces de colonizarlo cuando había lombrices, excepto los tarsonémidos, que también parecen empezar a colonizar el interior de la jaula aun en presencia de lombriz. Por otro lado, otros grupos como los oribátidos no fueron capaces de colonizar el suelo defaunado del interior de la jaula hubiera o no hubiera lombrices, posiblemente porque se trata de grupos más sensibles a los cambios y quizás con menor movilidad. En ambos casos la presencia de las lombrices parece ser un factor desfavorable para la colonización.

Experimento de defaunación de tipo II (DefTII)

En este segundo tipo de experimento, el suelo no defaunado se encontraba en el interior de la jaula y el defaunado en el exterior. Esta vez, al comienzo del experimento, tanto las lombrices como los microartrópodos se encontraban juntos dentro de la jaula. En la Tabla III.9 pueden verse las medias de las abundancias de cada taxón de microartrópodos y los resultados del ANOVA realizado. En este tipo de experimento muchos de los ANOVA resultaron también estadísticamente significativos. Las medias de cada nivel experimental también se compararon con un análisis de Duncan.

Experimento tipo II (DefTII)	Tiempo 0	problemas		controles		Análisis	
Grupo		dentro	fuera	dentro	fuera	F (ANOVA)	valor de p
Isotómidos	91.17	59.83	67.17	94.33	59.33	2.079	0.114
Poduromorfos	65.50 b	12.33 a	6.00 a	7.33 a	4.83 a	76.648	0.000
Oniquiúridos	1.50	2.17	1.00	2.67	0.83	2.477	0.070
Entomóbridos	0.33	0.17	0.00	0.00	0.17	0.972	0.440
Esmintúridos	1.33	1.50	1.33	4.00	4.50	2.715	0.053
Gamásidos	3.50 c	1.67 ab	1.17 a	1.33 a	3.17 bc	3.702	0.017
Acarídidos	19.00 b	7.83 a	7.83 a	21.50 b	11.50 a	8.431	0.000
Actinédidos	13.83 b	3.83 a	0.33 a	10.17 b	0.83 a	18.323	0.000
Tarsonémidos	16.33 a	8.00 a	16.67 a	23.83 a	41.83 b	5.513	0.003
Oribátidos inferiores	18.67 c	7.00 a	4.50 a	13.67 b	3.83 a	15.964	0.000
Oribátidos superiores gimnonóticos	6.83 b	1.67 a	0.33 a	5.33 b	0.33 a	7.770	0.000
Oribátidos superiores poronóticos	10.00 c	5.67 b	3.17 ab	11.50 c	1.17 a	14.752	0.000
Otros artrópodos	3.50 b	1.00 a	0.83 a	0.33 a	0.67 a	6.940	0.001

Tabla III.9. Abundancias medias de los diferentes taxones de microartrópodos en los 400 g de suelo de cada nivel experimental y datos de F y de p (en rojo cuando $p < 0.005$) de los ANOVA realizados para el experimento de defaunación de tipo II: **DefTII** (suelo no defaunado dentro, suelo defaunado fuera). Diferentes letras indican niveles significativamente distintos.

En el caso de los colémbolos casi ningún grupo presentó diferencias estadísticamente significativas. Los isotómidos, sin embargo, presentaron una mayor abundancia dentro de la jaula de los controles (Figura III.13), aunque la diferencia con los otros niveles experimentales no llegó a ser estadísticamente significativa. El hecho

de no haber encontrado diferencias entre la abundancia de dentro y fuera de la jaula en los problemas implica que los isotómidos habrían estado escapando de la jaula hacia el exterior, quizás huyendo del efecto de las lombrices. Lo mismo sucede para los colémbolos oniquiúridos y esmintúridos (Figura III.13).

Los poduromorfos fueron el único grupo de colémbolos que presentaron un valor de p significativo en el ANOVA, debido a las diferencias entre las medias de las abundancias a tiempo 0 y las medias de las abundancias en cada nivel durante el experimento (Figura III.13).

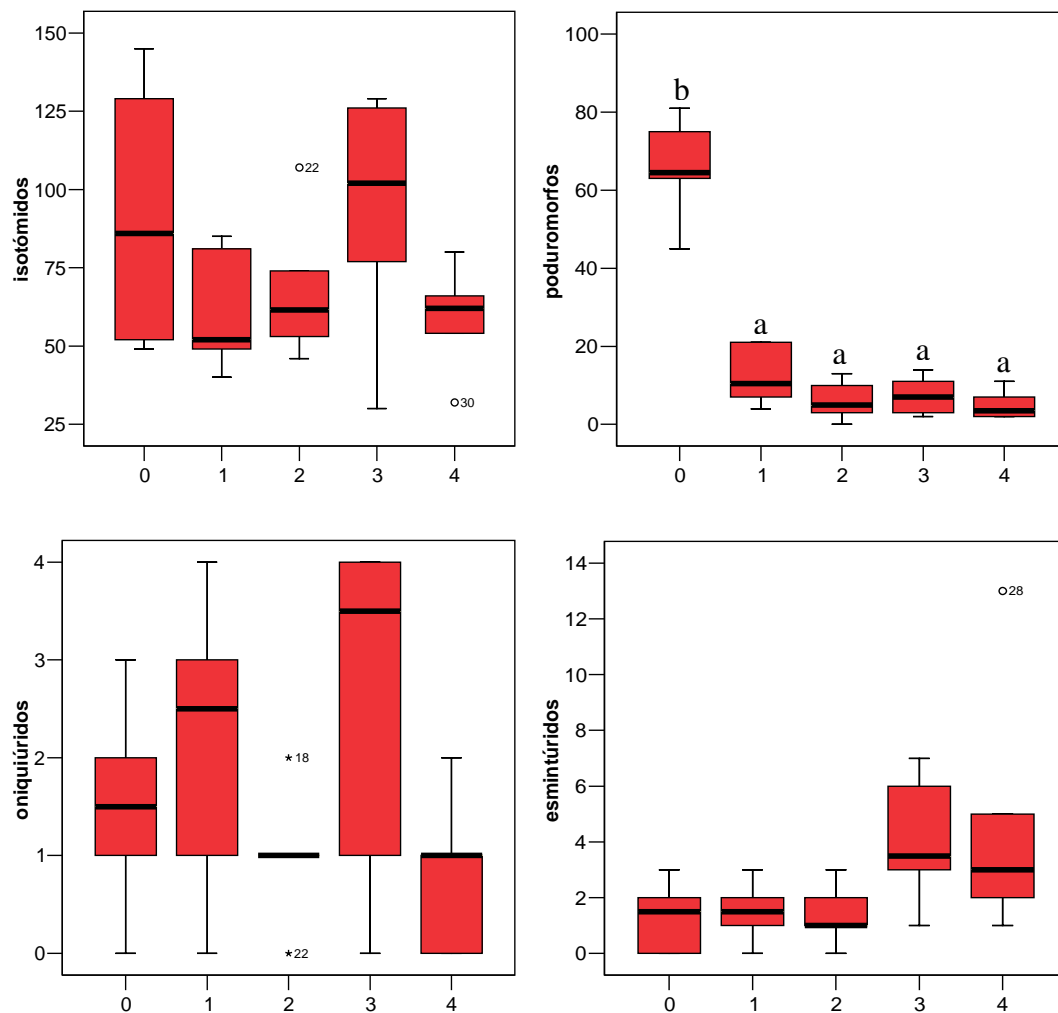


Figura III.13. Abundancias de colémbolos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

En cambio, todos los ANOVA realizados para los ácaros resultaron estadísticamente significativos. Los gamásidos presentaron una abundancia significativamente mayor fuera de la jaula en los controles, pero esto no ocurrió en los problemas, donde las abundancias dentro y fuera de la jaula fueron similares (Figura III.14). Por tanto, en este grupo se observó tendencia a salir de la jaula en ambos casos, aunque dicha tendencia fue mayor en el caso de los controles, cuando no hay lombrices. Los tarsonémidos (Figura III.14) presentaron un patrón similar al de los gamásidos.

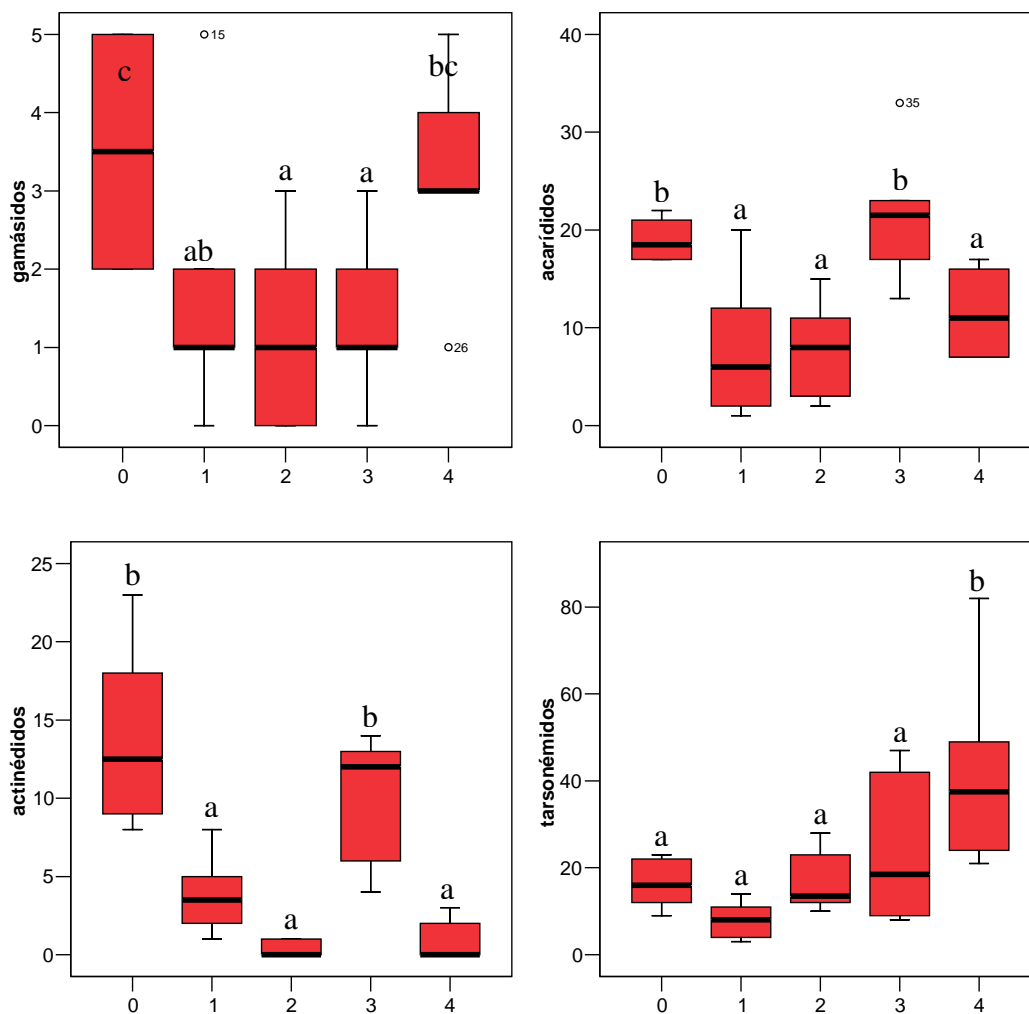


Figura III.14. Abundancias de ácaros gamásidos, acarídidos y actinédidos, incluyendo la familia de los tarsonémidos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Los acarídidos tampoco presentaron diferencias de abundancia dentro y fuera de la jaula en los problemas, pero sí en los controles, siendo esta vez la abundancia mayor dentro que fuera de la jaula (Figura III.14). Esto supone que los acarídidos escaparon de la jaula únicamente cuando había lombrices en su interior, pero cuando no las había permanecieron dentro. Los actinédidos (Figura III.14) y los oribátidos de todos los grupos (Figura III.15) presentaron el mismo patrón que presentaban los acarídidos. El resto de artrópodos edáficos (Figura III.15) presentaron bajas abundancias excepto a tiempo 0 y no mostraron ninguna tendencia clara durante el experimento.

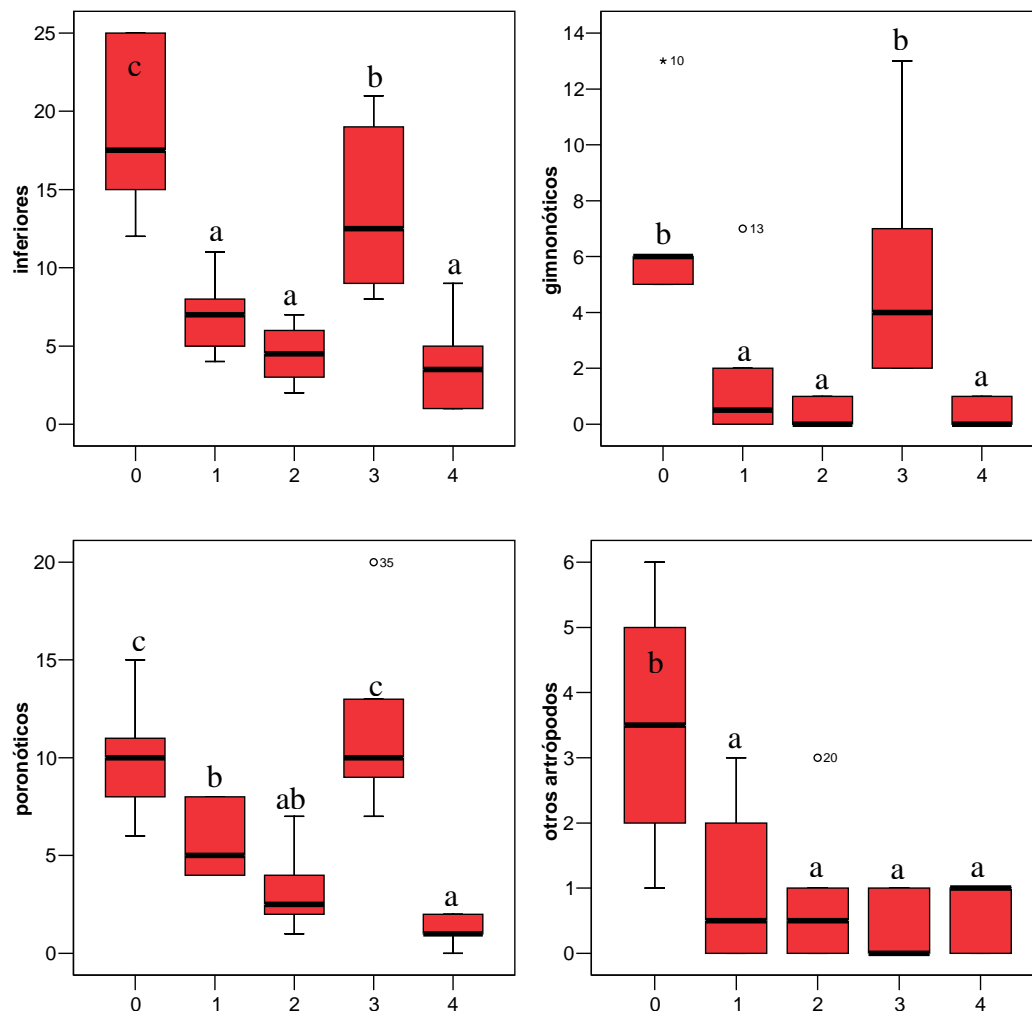


Figura III.15. Abundancias de todos los grupos de ácaros oribátidos y otros artrópodos en cada nivel experimental (0: tiempo 0; 1: problema dentro; 2: problema fuera; 3: control dentro; 4: control fuera). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Como resumen, en este tipo de experimento se observó una tendencia clara de casi todos los microartrópodos. En ningún caso se dieron diferencias significativas entre las abundancias de dentro y fuera de la jaula de los problemas. Esto supone que una parte de los microartrópodos mostró tendencia a escapar de la jaula donde estaban las lombrices, de modo que las medias llegaron a ser muy similares dentro y fuera de la jaula. En los controles, en cambio, la mayoría de las veces las abundancias fueron mayores dentro de la jaula que fuera, e incluso en muchos casos, esa diferencia llegó a ser estadísticamente significativa. Por tanto, cuando no había lombrices dentro de la jaula, los microartrópodos parecían no tener necesidad de escapar hacia el exterior o lo hacían muy lentamente. Se dieron dos excepciones a este comportamiento, tanto los ácaros gamásidos como los tarsonémidos también presentaron en los controles mayores abundancias fuera de la jaula y, por tanto, tendencia a moverse fuera de la jaula aunque no hubiera lombrices dentro.

En la Figura III.16 pueden verse resumidas las tendencias de la mayoría de los microartrópodos en los dos tipos de experimentos (**DefTI** y **DefTII**). Las flechas verdes indican la tendencia de la mayoría de los grupos en el experimento de defaunación de tipo I (**DefTI**) a colonizar el suelo del interior de la jaula de los controles (donde no hay lombrices), y en el experimento de defaunación de tipo II (**DefTII**) a escapar de la jaula de los problemas (donde sí hay lombrices). La flecha roja indica la tendencia de gamásidos y tarsonémidos a colonizar también el suelo de fuera de los controles en el experimento de defaunación de tipo II.

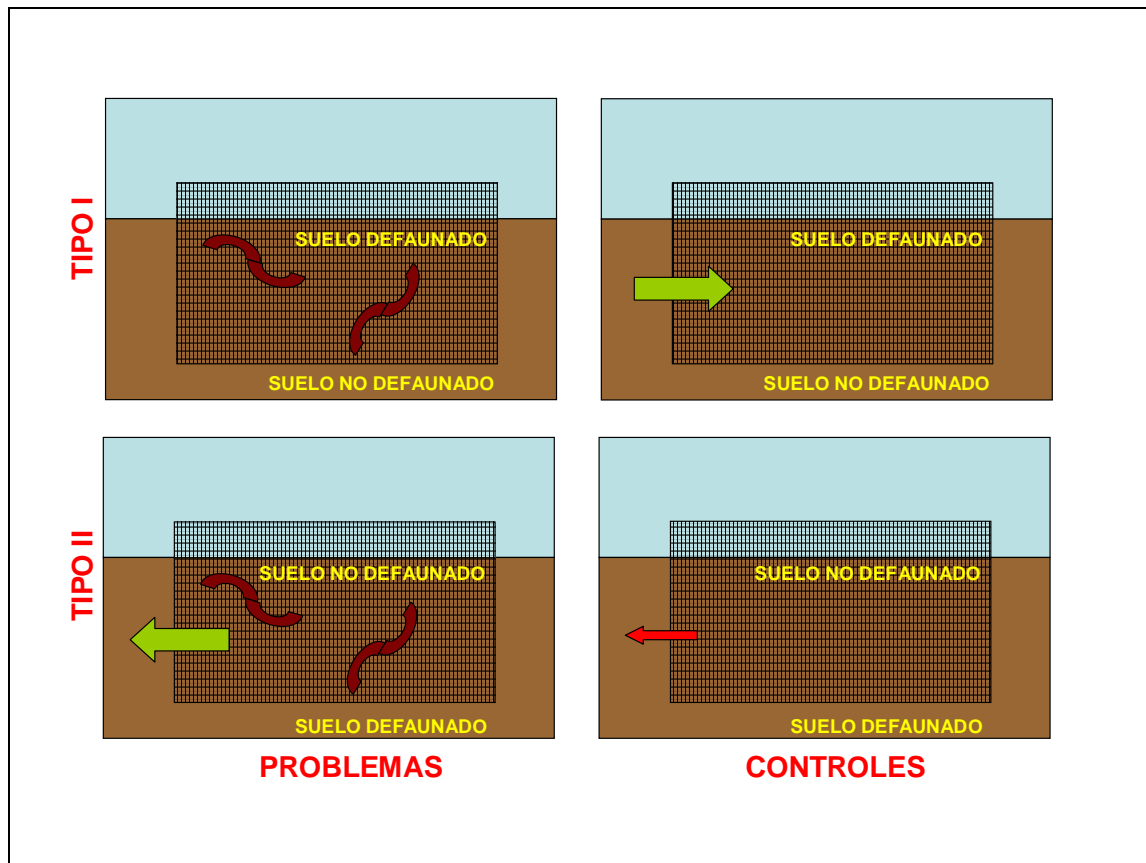


Figura III.16. Representación gráfica del resultado de los experimentos de defaunación. Las flechas verdes indican las tendencias de la mayoría de los grupos de microartrópodos. La flecha roja indica la tendencia de gamásidos y tarsonémidos a colonizar también el suelo de fuera de los controles en el experimento de defaunación de tipo II.

III.3.C. Experimentos de larga duración

En la Tabla III.10 se muestra el número y el peso que tenían las lombrices al comienzo y al final del experimento, lo que puede dar una idea de su evolución durante ese tiempo. Se observa una tasa de mortalidad alta, alrededor del 50%. Además, el estado de las lombrices supervivientes al final de los experimentos no parecía muy saludable. La mayoría se encontraron situadas en la capa 2, que conservó mejor la humedad y que resultó ser la más trabajada por las lombrices. Sería por tanto esperable un efecto más acusado sobre los microartrópodos en esta capa. Además, en la capa 1 hubo una gran colonización de hongos y algas, tanto en los problemas como en los controles.

Nivel experimental			Lombrices iniciales	Lombrices finales
Dos meses (tiempo = 60)	Problemas	Capa 1	12 (39.62)	1 (2.43)
		Capa2		5 (9.78)
	Controles	Capa 1	---	---
		Capa 2		
Cuatro meses (tiempo = 120)	Problemas	Capa 1	12 (38.13)	1 (1.73)
		Capa2		4 (5.13)
	Controles	Capa 1	---	---
		Capa 2		

Tabla III.10. Número de lombrices y peso en gramos (entre paréntesis) al comienzo y al final del experimento.

En lo que respecta a los microartrópodos, se apreciaron diversas tendencias según el grupo taxonómico y los diversos análisis efectuados. En la Tabla III.11 puede verse un resumen de las medias de cada taxón en cada nivel experimental.

GRUPO	T0 Cp1	T0 Cp2	T60 P Cp1	T60 P Cp2	T60 C Cp1	T60 C Cp2	T120 P Cp1	T120 P Cp2	T120 C Cp1	T120 C Cp2
Colémbolos totales	260.00	25.17	258.83	60.50	353.00	85.83	259.17	240.33	44.83	70.67
Isotómidos	253.50	4.83	249.17	51.83	341.17	76.17	258.33	238.83	42.50	64.67
Poduromorfos	1.67	7.50	1.83	0.33	1.50	0.00	0.17	0.00	0.17	0.17
Oniquiúridos	4.83	12.83	7.67	8.33	10.33	9.67	0.50	1.33	2.17	5.83
Entomóbridos	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00
Esmintúridos	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.17	0.17	0.00	0.00
Ácaros totales	20.50	24.33	64.00	175.17	50.50	35.50	46.00	22.33	28.83	21.83
Gamásidos	9.00	0.83	1.17	2.33	5.67	1.83	10.67	13.67	3.33	6.67
Acarídidos	0.33	0.50	13.17	11.50	0.50	1.33	0.00	0.00	0.33	0.00
Actinédidos	5.00	5.50	7.50	3.67	15.00	4.50	11.00	4.50	13.83	5.33
Tarsonémidos	0.00	2.50	9.33	141.33	0.83	5.00	0.00	0.50	0.00	0.00
Oribátidos totales	6.17	15.00	32.83	16.33	28.50	22.83	35.17	3.67	11.33	9.83
Oribátidos inferiores	0.00	0.33	0.67	0.33	0.00	0.67	0.67	0.50	0.67	0.50
Oribátidos gimnonóticos	1.17	10.83	15.17	4.83	17.50	14.00	27.50	1.17	10.17	7.17
Oribátidos poronóticos	5.00	3.83	17.00	11.17	11.00	8.17	7.00	2.00	0.50	2.17
Otros artrópodos	1.67	4.33	1.83	1.33	5.50	0.50	0.83	1.83	1.67	1.67

Tabla III.11. Abundancias medias de microartrópodos en cada uno de los niveles experimentales: **T0 Cp1:** tiempo 0 - capa 1; **T0 Cp2:** tiempo 0 - capa 2; **T60 P Cp1:** tiempo 60 – problema – capa 1; **T60 P Cp2 :** tiempo 60 – problema – capa 2 ; **T60 C Cp1:** tiempo 60 – control – capa 1; **T60 C Cp2 :** tiempo 60 – control – capa 2 ; **T120 P Cp1 :** tiempo 120 – problema – capa 1 ; **T120 P Cp2 :** tiempo 120 – problema – capa 2 ; **T120 C Cp1:** tiempo 120 – control – capa 1; **T120 C Cp2:** tiempo 120 – control – capa 2.

Colémbolos totales e isotómidos

La tendencia encontrada para los colémbolos totales es la misma que la de la familia isotómidos (Figuras III.17 y III.18) debido a que, al igual que en los demás experimentos realizados, es la familia más abundante y, por tanto, condiciona la tendencia global de los colémbolos. Ambas variables presentaron datos con distribuciones normales, por lo que sobre ellas se realizaron diversos tipos de ANOVA.

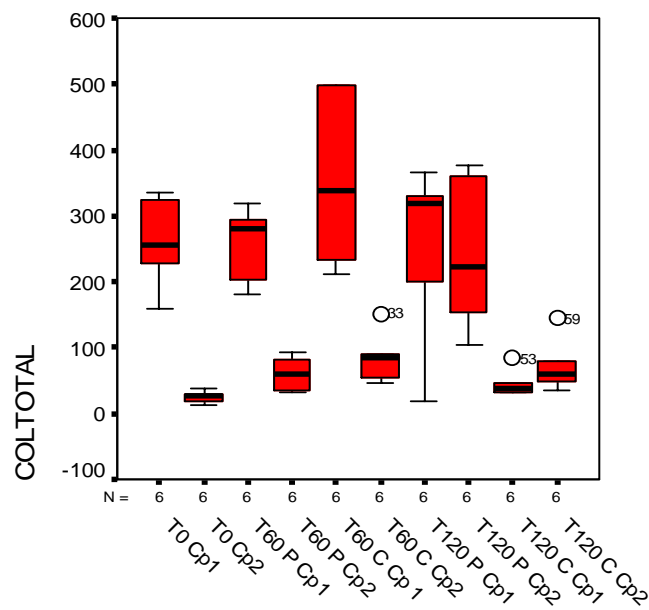


Figura III.17. Representación gráfica de las abundancias de colémbolos totales en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

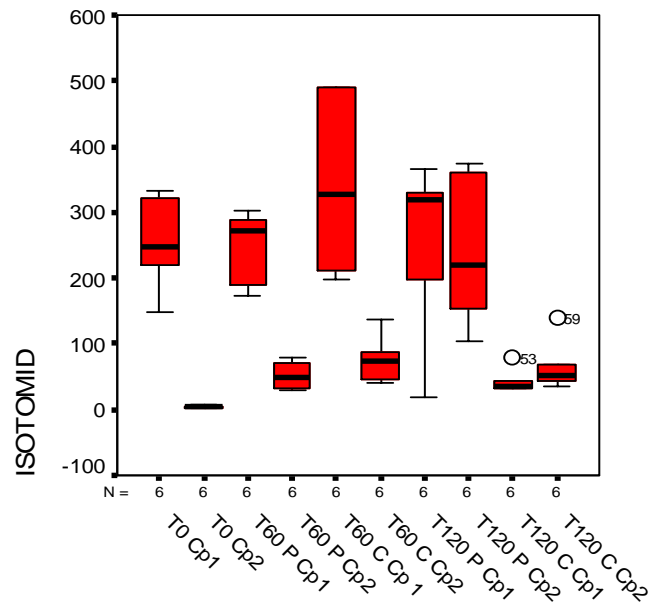


Figura III.18. Representación gráfica de las abundancias de isotómidos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Cada caja muestra la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Con el ANOVA unifactorial (Tabla III.12) sólo se detectó un efecto de la capa, siendo los isotómidos significativamente más abundantes en la capa 1, tanto a tiempo 0 como durante el experimento en general.

Al realizar el ANOVA trifactorial, las interacciones entre el factor *tiempo* y los otros dos factores (*lombriz* y *capa*) fueron significativas, lo que implica efectos mezclados y comportamientos diferentes en cada momento del experimento. Los isotómidos, según este análisis, también fueron significativamente más abundantes en la capa 1, tanto en condiciones naturales (tiempo 0) como en el experimento a tiempo 60, pero a tiempo 120 no se detecta diferencia entre las capas (Figura III.18). No se observa un efecto claro del tiempo, manteniéndose la población más o menos estable a lo largo del experimento. El efecto de las lombrices fue significativo sólo a largo plazo (tiempo 120), siendo los isotómidos más abundantes en los mesocosmos con lombrices en ambas capas.

Al separar los datos por capas y realizar los ANOVA bifactoriales se aprecian resultados complejos. Para empezar, en la capa 1 se observó efecto del factor *tiempo* y no del factor *lombriz*, mientras que en la capa 2 se observó efecto de ambos factores (*lombriz* y *tiempo*). Sin embargo, los factores *tiempo* y *lombriz* también presentaron interacciones significativas en ambas capas (Tabla III.12).

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Colémbolos totales	Isotómidos
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.0003	0.0003
	LOMBRIZ	0.089	0.078
	CAPA	0.000	0.000
	TIEMPO	0.524	0.550
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.0069	0.0057
	CAPA	< 0.0001	< 0.0001
	TIEMPO	0.1306	0.2302
	LOMBRIZ-CAPA	0.7958	0.7826
	LOMBRIZ-TIEMPO	< 0.0001	< 0.0001
	CAPA-TIEMPO	< 0.0001	< 0.0001
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.2282	0.2496
	MODELO GENERAL	< 0.0001	< 0.0001
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.1364	0.1322
	TIEMPO	0.0007	0.0015
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0007	0.0009
	MODELO CAPA 1	0.0001	0.0002
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.0104	0.0074
	TIEMPO	0.0043	0.0023
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0011	0.0008
	MODELO CAPA 2	0.0002	0.0001

Tabla III.12. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con colémbolos totales e isotómidos, así como con sus valores de tiempo 0 para ver las diferencias entre capas (en rojo p < 0.05).

Los isotómidos presentaron distinto comportamiento según se encontraron en la capa 1 o en la capa 2 (Figuras III.19 y III.20). En la capa 1 los isotómidos presentaron a lo largo del experimento una disminución significativa de su población en los controles, mientras que en los problemas la población se mantuvo estable a lo largo del tiempo. En cambio, en la capa 2 la población de los controles se mantuvo estable y la de los problemas aumentó significativamente a lo largo del tiempo.

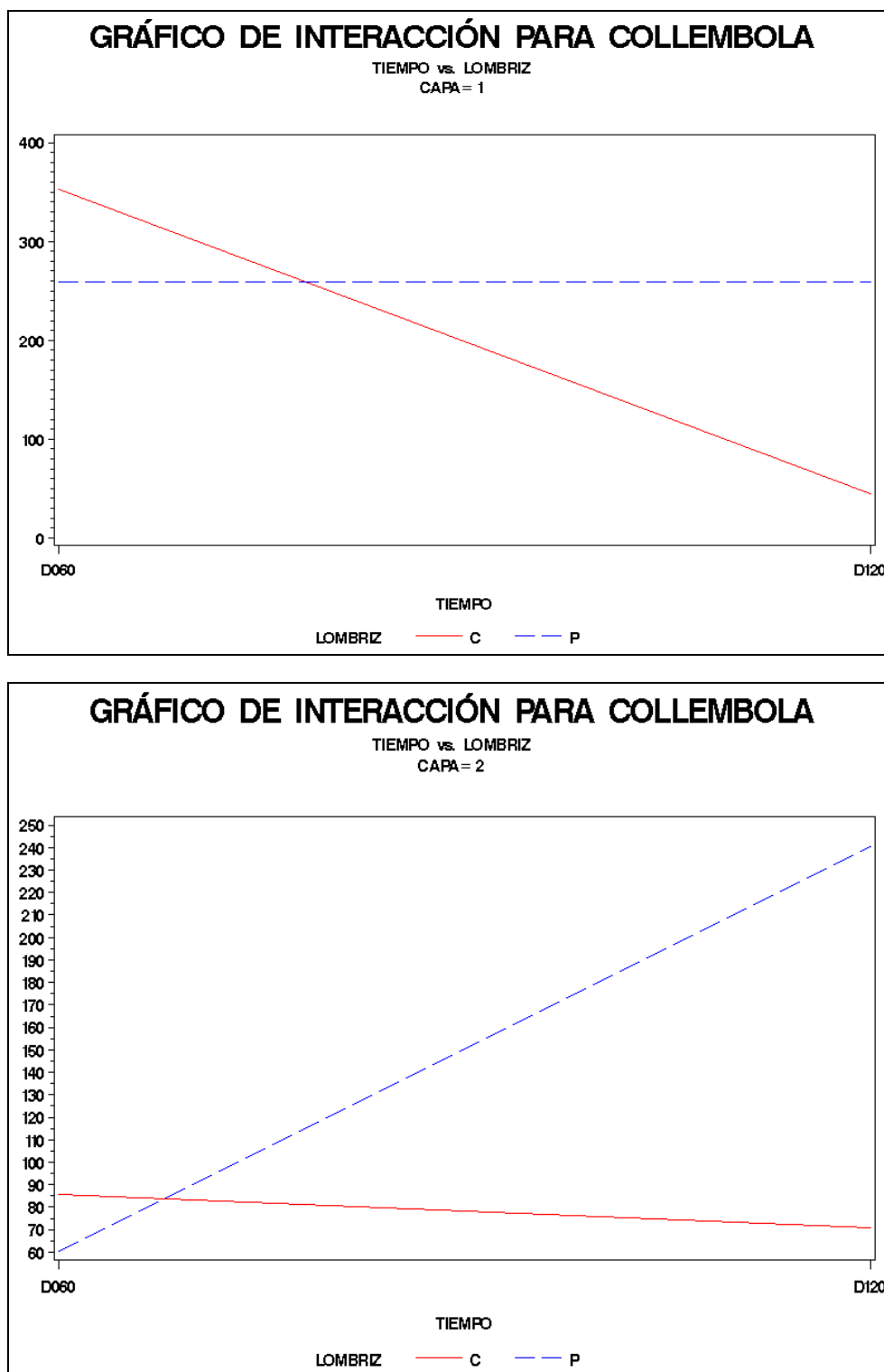


Figura III.19. Representación de los gráficos de interacción para colémbolos totales. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

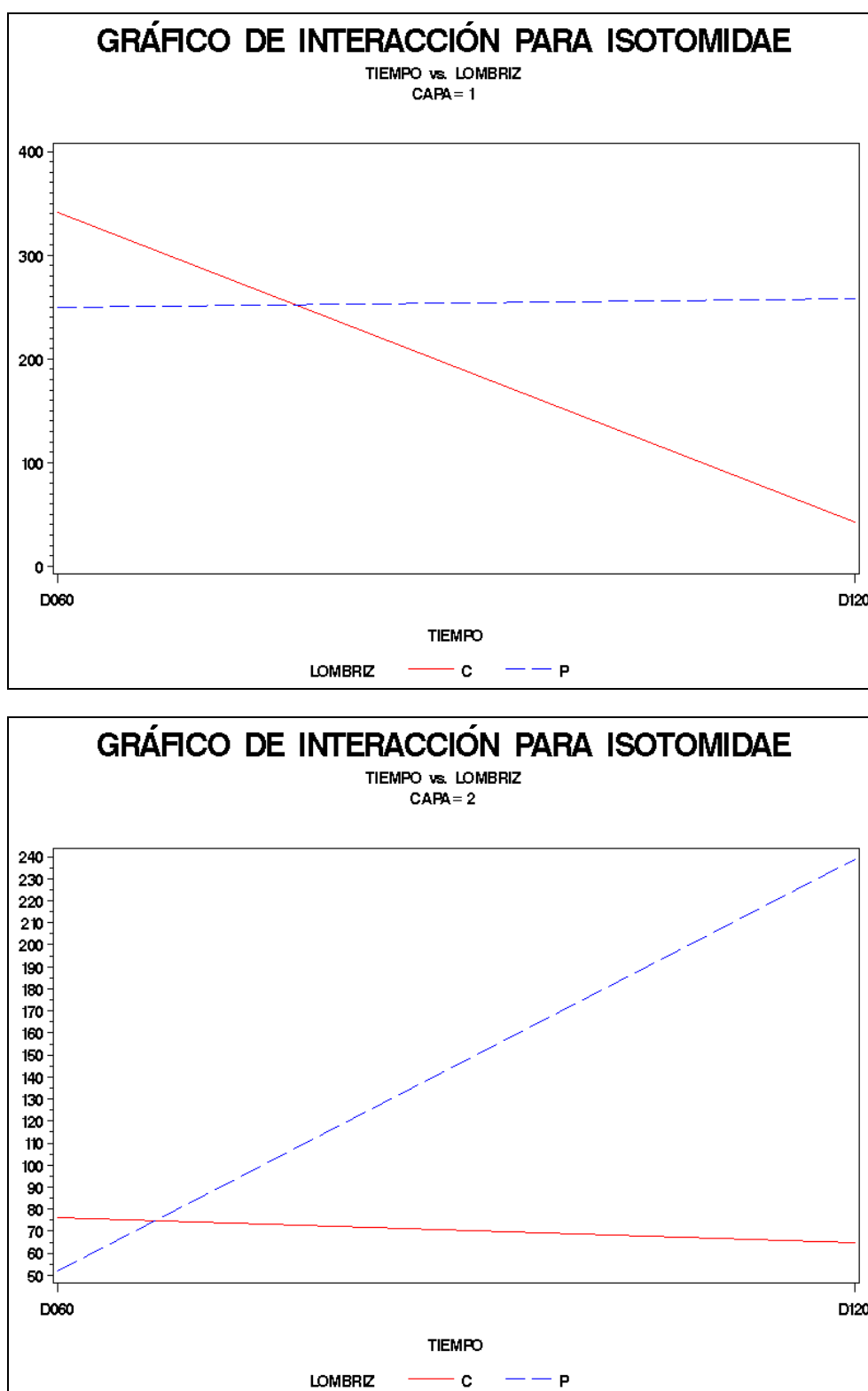


Figura III.20. Representación de los gráficos de interacción para isotómidos. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Poduromorfos

El grupo de los poduromorfos (Figura III.21), sólo presentó una población representativa en condiciones naturales (tiempo 0), y disminuyó drásticamente durante el experimento, al igual que había sucedido en los experimentos anteriores. Este grupo se ve, por tanto, muy influido por las condiciones experimentales que provocan una gran disminución a tiempo 60 y casi total a tiempo 120. En condiciones naturales (tiempo 0) este grupo fue más abundante en la capa 2 del suelo, aunque la diferencia no llega a ser estadísticamente significativa ($p = 0.0521$), como muestra el análisis de Kruskal-Wallis realizado con los datos de tiempo 0 (Tabla III.13).

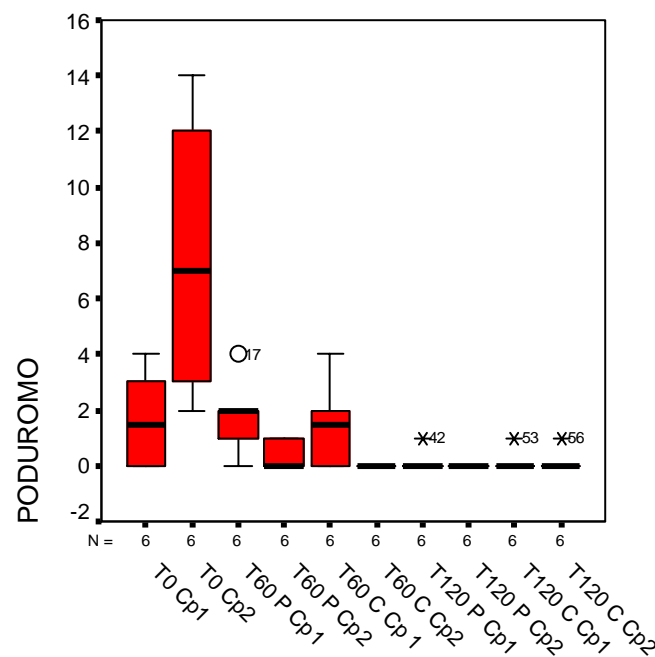


Figura III.21. Representación gráfica de las abundancias de poduromorfos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Cada caja muestra la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Grupo	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 1	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 2	Capa a tiempo 0
Poduromorfos	0.0185*	0.2598	0.0521

Tabla III.13. Valores de p correspondientes a los análisis de Kruskal-Wallis realizados con poduromorfos para cada capa de suelo, así como los realizados con los valores a tiempo 0 para ver las diferencias entre capas (* indica valores de $p < 0.05$, pero no significativos tras la corrección de Bonferroni en el test de comparaciones múltiples).

Oniquiúridos

La familia oniquiúridos (Figura III.22), otra de las más importantes entre los colémbolos, también presenta una distribución estadísticamente normal, lo que permitió un tratamiento de sus datos con análisis paramétricos.

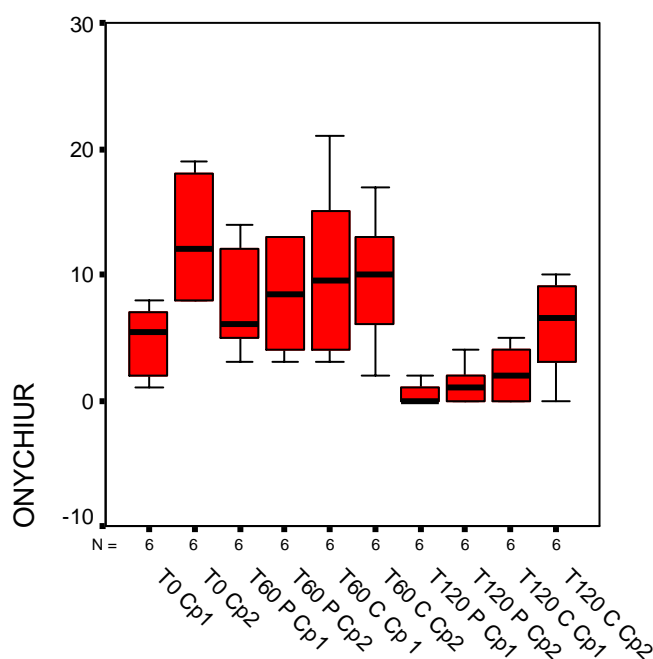


Figura III.22. Representación gráfica de las abundancias de oniquiúridos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Cada caja muestra la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Los oniquiúridos mostraron, al igual que los demás poduromorfos, una preferencia por la capa 2 en condiciones naturales (tiempo 0) estadísticamente significativa, como se observa en el ANOVA unifactorial (Tabla III.14), pero dicha preferencia por la capa 2 no se aprecia durante el experimento. Sí se observa, sin

embargo, un efecto del tiempo ya que su abundancia disminuyó significativamente al final del experimento (tiempo 120), siendo más abundantes a la mitad del experimento (tiempo 60).

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Oniquiúridos
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.0060
	LOMBRIZ	0.097
	CAPA	0.076
	TIEMPO	0.000
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.0386
	CAPA	0.3495
	TIEMPO	< 0.0001
	LOMBRIZ-CAPA	0.7540
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.6510
	CAPA-TIEMPO	0.3495
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.3860
	MODELO GENERAL	0.0002
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.2260
	TIEMPO	0.0003
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.7761
	MODELO CAPA 1	0.0020
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.0878
	TIEMPO	0.0033
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.3415
	MODELO CAPA 2	0.0088

Tabla III.14. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con oniquiúridos, así como con sus valores a tiempo 0 para ver las diferencias entre capas (en rojo $p < 0.05$).

En el ANOVA trifactorial ninguna de las interacciones entre los tres factores fue estadísticamente significativa (Tabla III.14). Se produjo el mismo efecto del tiempo tanto en problemas como en controles y en ambas capas, es decir, en todos los casos se produjo una disminución de la población a lo largo del tiempo que fue estadísticamente significativa (Figura III.22). También resultó significativo el efecto de las lombrices, siendo los oniquiúridos más abundantes en los controles que en los problemas. Los resultados del ANOVA bifactorial fueron similares, produciéndose sólo un efecto significativo del tiempo (Tabla III.17).

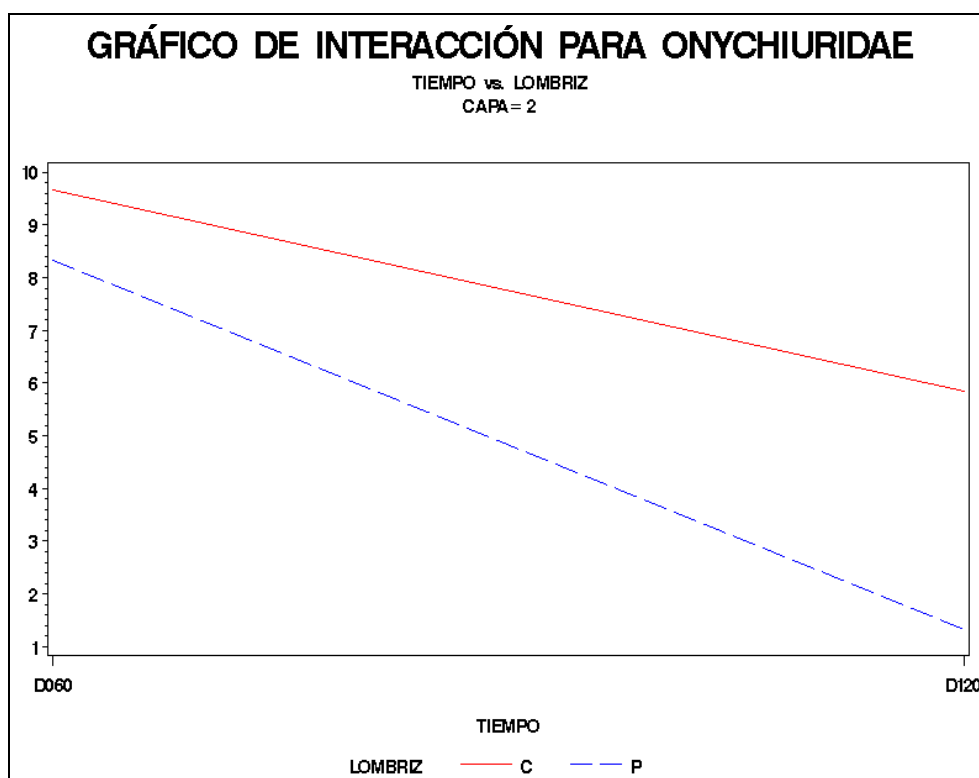
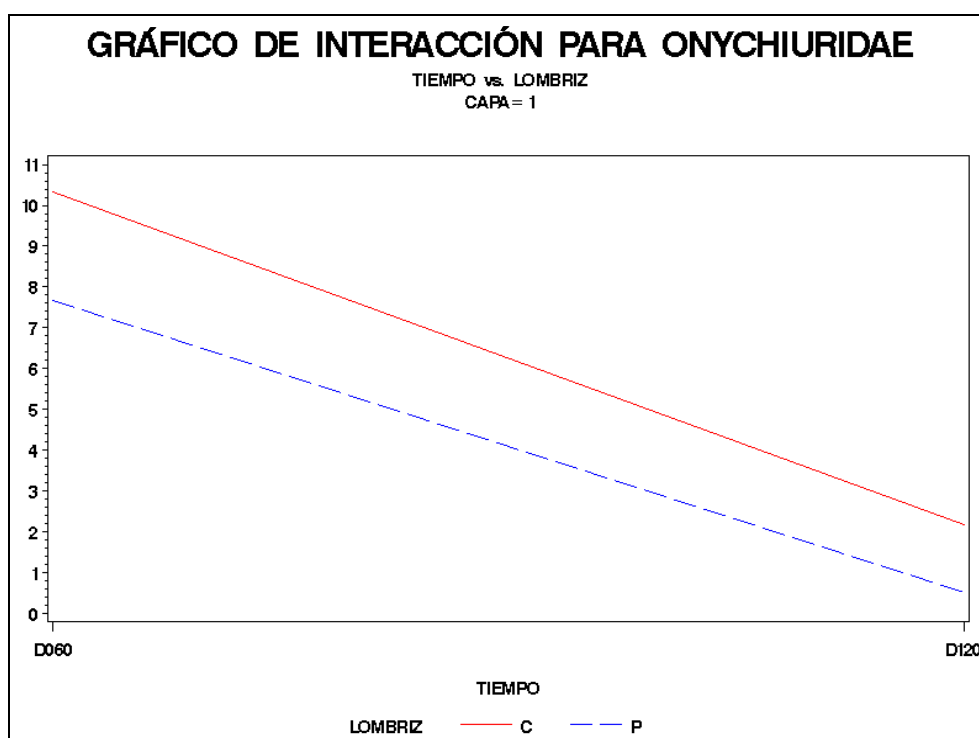


Figura III.23. Representación de los gráficos de interacción para oniquiúridos. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Entomóbridos y esmintúridos

De las otras dos familias de colémbolos, entomóbridos y esmintúridos, no se encontraron casi representantes y sólo apareció algún individuo aislado en alguna de las muestras sin ningún patrón definido. Los resultados de los análisis de Kruskal-Wallis se muestran en la Tabla III.15.

Grupo	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 1	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 2	Capa a tiempo 0
Entomóbridos	0.3916	1.0000	1.0000
Esmintúridos	0.5538	0.3916	1.0000

Tabla III.15. Valores de p correspondientes a los análisis de Kruskal-Wallis realizados con entomóbridos y esmintúridos para cada capa de suelo, así como los realizados con los valores a tiempo 0 para ver las diferencias entre capas.

Ácaros totales

En la Figura III.24 puede verse la representación de la abundancia de ácaros totales.

En lo que se refiere a los análisis, en el ANOVA unifactorial (Tabla III.16) se observó un efecto del factor *tiempo* (siendo más abundantes a tiempo 60) y del factor *lombriz* (siendo más abundantes en los problemas).

En el ANOVA trifactorial se han encontrado interacciones significativas entre el factor *tiempo* y los factores *lombriz* y *capa*. El grupo presentó una disminución de su abundancia desde tiempo 60 a tiempo 120, tanto en los problemas como en los controles, aunque esa disminución sólo fue estadísticamente significativa en la capa 2 y más acusada en los problemas (Figura III.25).

Al separar los datos por capas sólo se observaron resultados significativos en la capa 2. Se detectaron efectos significativos de los factores *lombriz* y *tiempo* y de su interacción, debido a que los microartrópodos fueron más abundantes en presencia de lombrices pero sólo a los 60 días. En la capa 1 no se detectó ningún efecto significativo.

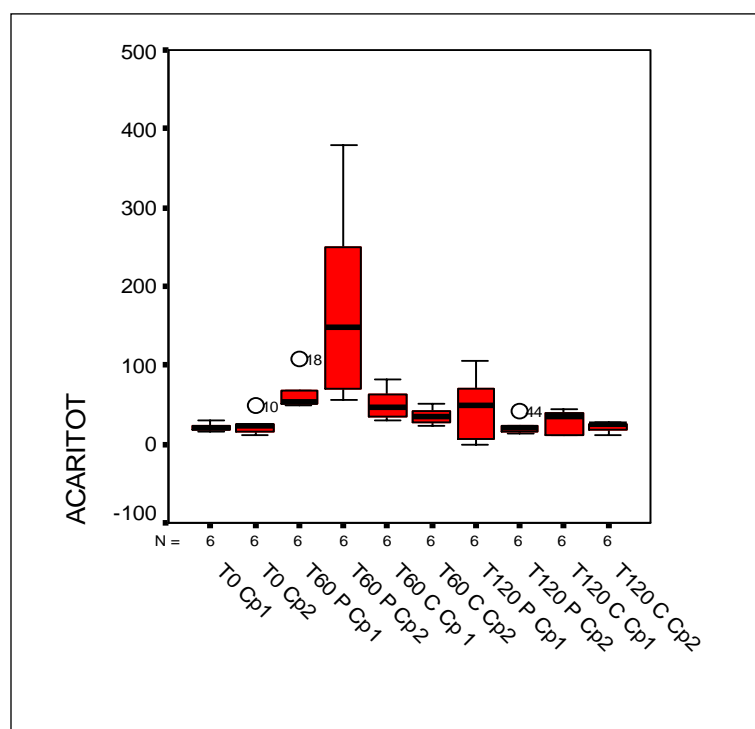


Figura III.24. Representación gráfica de las abundancias de ácaros totales en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Ácaros totales
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.5088
	LOMBRIZ	0.020
	CAPA	0.370
	TIEMPO	0.002
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.0033
	CAPA	0.2377
	TIEMPO	0.0005
	LOMBRIZ-CAPA	0.0519
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0175
	CAPA-TIEMPO	0.0255
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.0126
	MODELO GENERAL	<0.0001
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.1598
	TIEMPO	0.0735
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.8632
	MODELO CAPA 1	0.1606
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.0116
	TIEMPO	0.0036
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0121
	MODELO CAPA 2	0.0007

Tabla III.16. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con ácaros totales (en rojo $p < 0.05$).

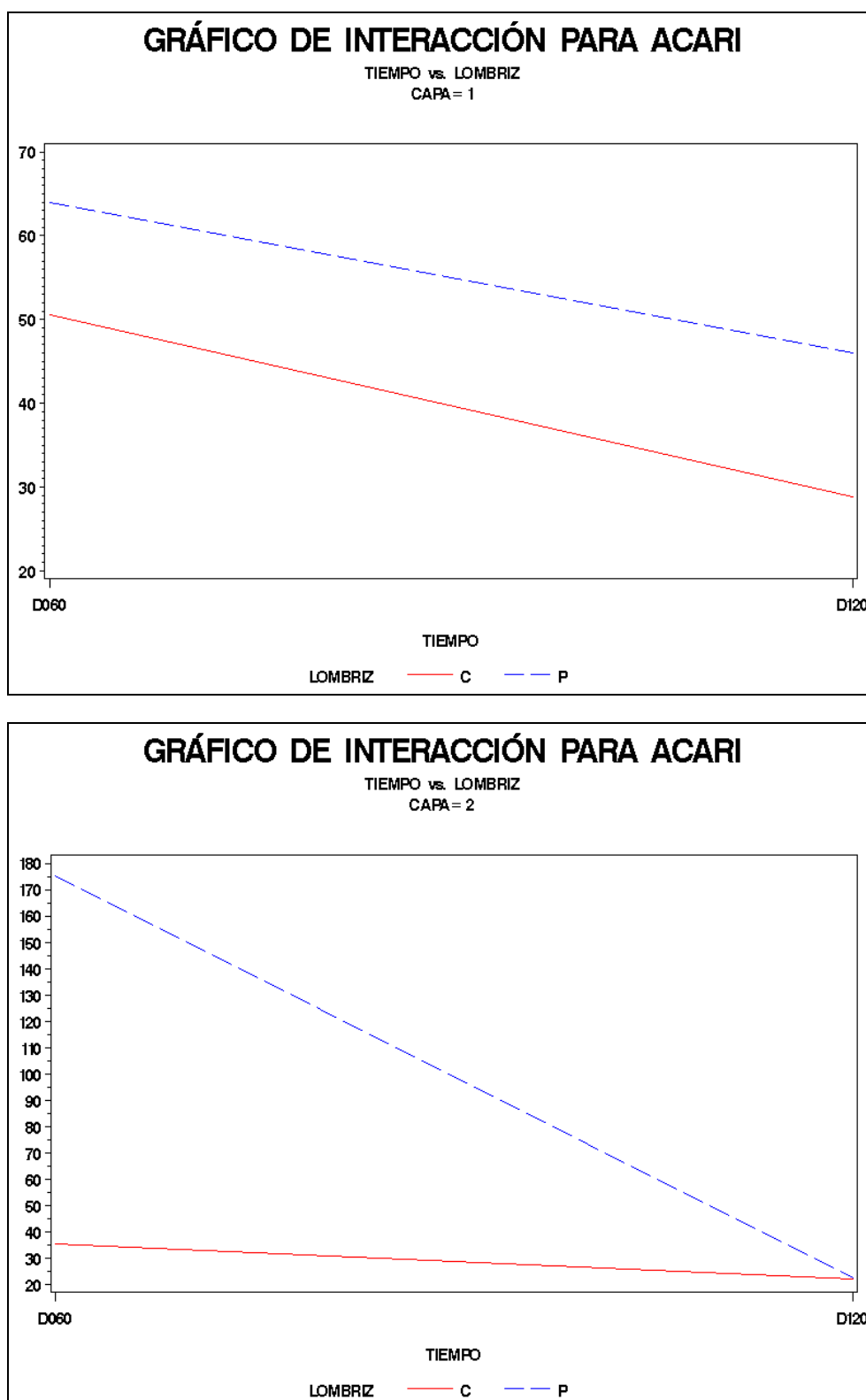


Figura III.25. Representación de los gráficos de interacción para ácaros totales. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Los subórdenes de ácaros gamásidos, acarídidos y actinédidos, y la familia de actinédidos tarsonémidos, no presentaron distribuciones normales, por lo que para dichos grupos se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis (Tabla III.17).

Grupo	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 1	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 2	Capa a tiempo 0
Gamásidos	0.0107	0.0055	0.0151
Acarídidos	0.0007	0.0001	0.6495
Actinédidos	0.3430	0.8344	0.9363
Tarsonémidos	0.0002	< 0.0001	0.0242

Tabla III.17. Valores de p correspondientes a los análisis de Kruskal-Wallis realizados con gamásidos, acarídidos, actinédidos y tarsonémidos para cada capa de suelo, así como los realizados con los valores a tiempo 0 para ver las diferencias entre capas.

Gamásidos

Los gamásidos (Figura III.26) se encontraron mayoritariamente en capa 1 en condiciones naturales, es decir, su abundancia en esa capa fue significativamente mayor que en la capa 2 a tiempo 0 (Tabla III.17), preferencia que no mostraron durante el experimento. Se observó un efecto significativo del tiempo, siendo éste el único grupo que presenta las mayores abundancias al final del experimento (tiempo 120) en ambas capas. En ningún caso se detectó un efecto significativo de las lombrices aunque, a tiempo 120, la abundancia de gamásidos en los problemas es mayor que en los controles.

Acarídidos

Los acarídidos (Figura III.27) no mostraron preferencia por ninguna de las capas en ningún momento. Su abundancia fue baja excepto a los dos meses del experimento (tiempo 60) en los mesocosmos problema, donde puede apreciarse un efecto significativo del factor *lombriz* en ambas capas.

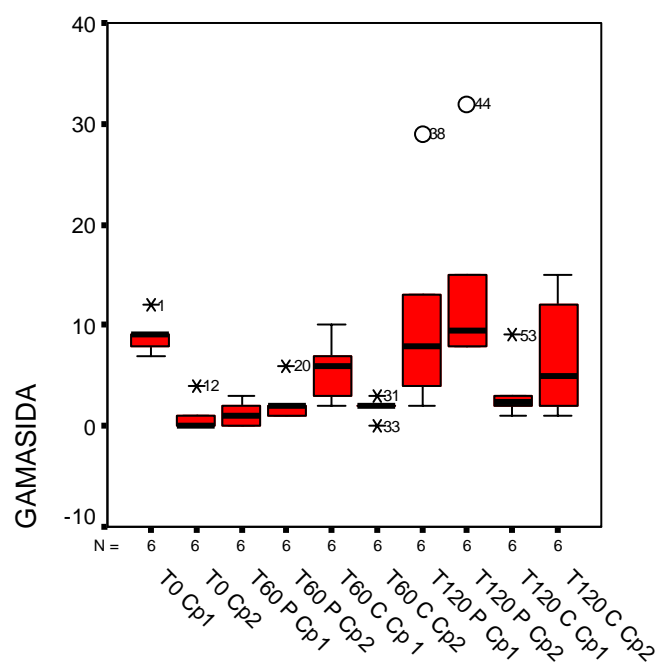


Figura III.26. Representación gráfica de las abundancias de gamásidos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

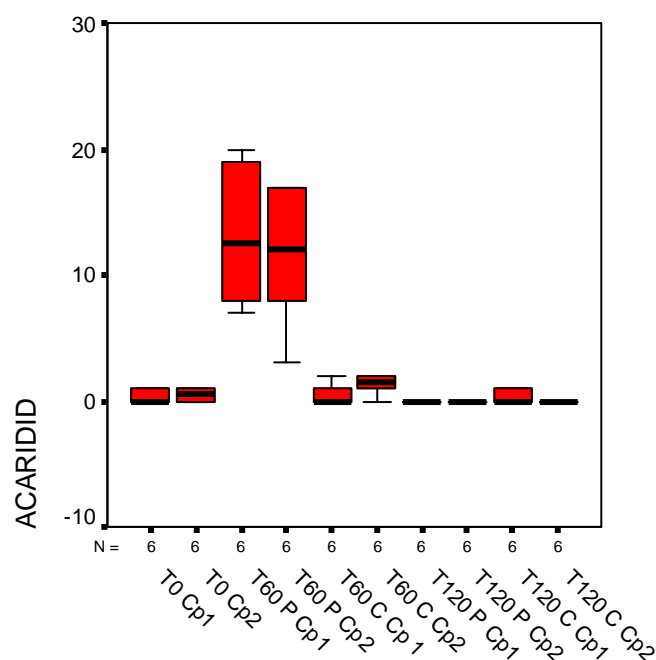


Figura III.27. Representación gráfica de las abundancias de acarídidos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Actinédidos

Los actinédidos (Figura III.28) no mostraron diferencias entre capas a tiempo 0, pero fueron más abundantes en la capa 1 durante el experimento. Su población se mantuvo relativamente estable a lo largo del tiempo, tanto en los controles como en los problemas, sin presentar ningún efecto estadísticamente significativo en los análisis de Kruskal-Wallis (Tabla III.17). Sin embargo, aumentaron en relación a la población natural en la capa 1, tanto en problemas como en controles, mientras que se mantuvieron constantes en la capa 2.

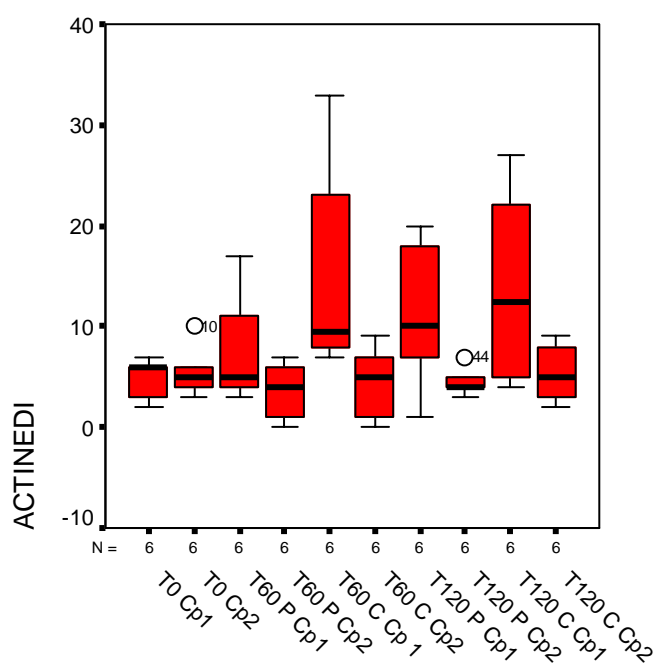


Figura III.28. Representación gráfica de las abundancias de actinédidos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Hay que destacar que dentro del suborden actinédidos, para la familia tarsonémidos, sólo se encontró una población abundante en los problemas a tiempo 60 (Figura III.29), al igual que ocurrió con los acarídidos. El análisis de Kruskal-Wallis muestra una diferencia estadísticamente significativa entre las capas a tiempo 0, ya que sólo aparecieron tarsonémidos en la capa 2 (Tabla III.17). Durante el experimento la significación se debe a la gran diferencia entre la abundancia de tarsonémidos en los problemas a tiempo 60 y el resto de grupos experimentales.

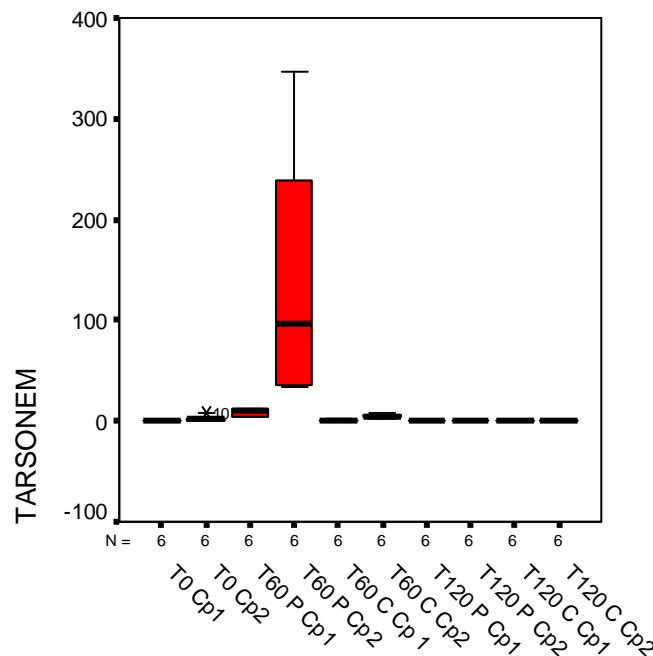


Figura III.29. Representación gráfica de las abundancias de tarsonémidos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Oribátidos

Los oribátidos totales (Figura III.30), presentaron datos con distribución normal.

El ANOVA unifactorial mostró efectos significativos del factor *capa* siendo los oribátidos más abundantes en capa 1 durante el experimento, y del factor *tiempo* siendo más abundantes a tiempo 60 (Tabla III.18). A tiempo 0 son más abundantes en la capa 2 que en la capa 1, aunque no de forma significativa, pero esta tendencia se invierte en el experimento.

El ANOVA trifactorial muestra interacción estadísticamente significativa entre los factores *capa* y *lombriz* (Tabla III.18). Vuelve a darse un efecto significativo del tiempo, siendo más abundantes a tiempo 60 y de la capa, siendo más abundantes en la capa 1.

En los ANOVA bifactoriales se observan distintos comportamientos según la capa. En la capa 1 se observa un efecto significativo del factor *lombriz* siendo la abundancia en los problemas mayor que en los controles. Las lombrices parecen tener un efecto positivo manteniendo la población de oribátidos relativamente estable a lo largo del tiempo mientras que en los controles la población disminuye. En la capa 2 se observa un efecto significativo del factor *tiempo*, siendo más abundantes los oribátidos a tiempo 60 que a tiempo 120.

El grupo mostró una tendencia estadísticamente significativa a disminuir a lo largo del experimento (Figura III.31), excepto en la capa 1 de los problemas, donde la abundancia se mantiene estable. Debido a eso, los oribátidos al final del experimento (tiempo 120), llegan a ser significativamente más abundantes en los problemas que en los controles en esta capa.

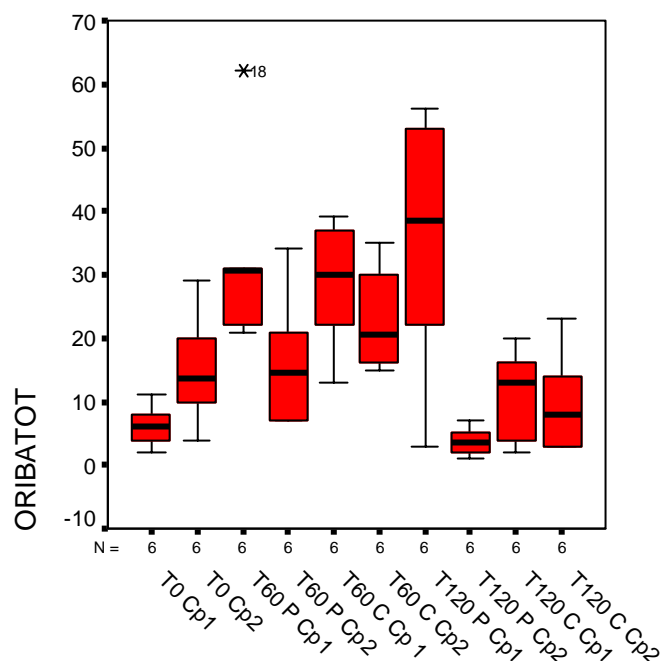


Figura III.30. Representación gráfica de las abundancias de oribátidos totales en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Oribátidos totales
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA A TIEMPO 0	0.0546
	LOMBRIZ	0.382
	CAPA	0.012
	TIEMPO	0.005
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.2462
	CAPA	0.0001
	TIEMPO	0.0038
	LOMBRIZ-CAPA	0.0035
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.1399
	CAPA-TIEMPO	0.4156
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.1534
	MODELO GENERAL	< 0.0001
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.0239
	TIEMPO	0.2126
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.1061
	MODELO CAPA 1	0.0345
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.0609
	TIEMPO	0.0007
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.9588
	MODELO CAPA 2	0.0026

Tabla III.18. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con ácaros totales (en rojo $p < 0.05$).

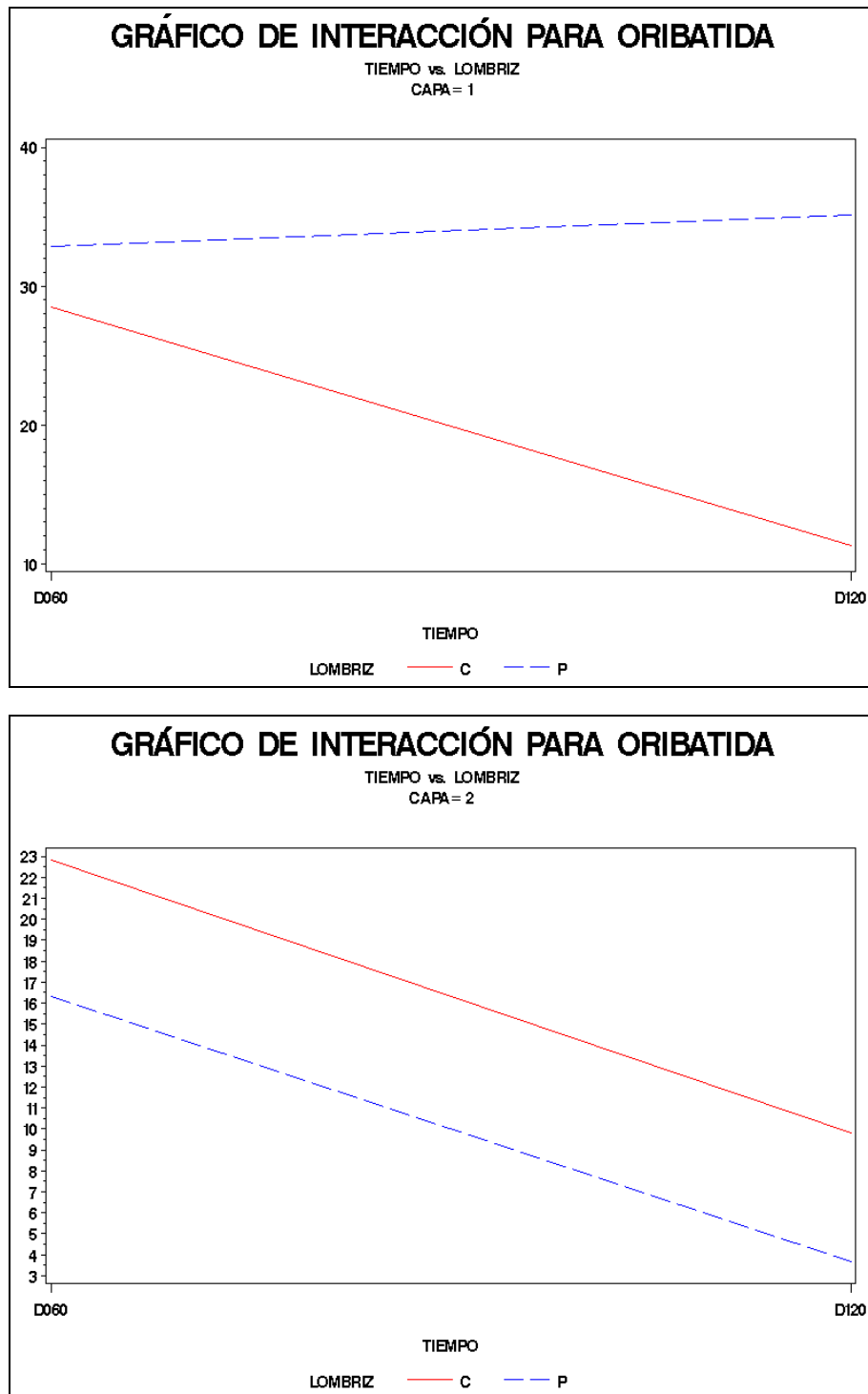


Figura III.31. Representación de los gráficos de interacción para oribátidos totales. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Los ácaros oribátidos inferiores fueron muy escasos, presentaron datos con distribuciones no normales y sin tendencias evidentes. Ninguno de los análisis presentó resultados significativos (Tabla III.19)

Grupo	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 1	Kruskal-Wallis con datos de CAPA 2	Capa a tiempo 0
Oribátidos inferiores	0.2232	0.9592	0.4224

Tabla III.19. Valores de p correspondientes a los análisis de Kruskal-Wallis realizados con oribátidos inferiores para cada capa de suelo, así como los realizados con los valores a tiempo 0 para ver las diferencias entre capas.

Los oribátidos superiores, en cambio, sí presentaron distribuciones normales, tanto en el caso de los gimnonóticos como en el de los poronóticos.

En el ANOVA unifactorial los oribátidos gimnonóticos (Figura III.32) presentaron diferencias significativas entre las capas, tanto a tiempo 0 como durante el experimento. Sin embargo, esas tendencias fueron contradictorias, pues a tiempo 0 fueron más abundantes en la capa 2 pero, durante el experimento, fueron más abundantes en la capa 1, como ocurría con los oribátidos totales.

En el ANOVA trifactorial el factor *capa* sigue siendo significativo, siendo los gimnonóticos más abundantes en la capa 1. Sin embargo, se dan interacciones entre el factor *lombriz* y los factores *capa* y *tiempo* (Tabla III.20), es decir, se dio un efecto diferente de las lombrices según el momento y la capa en la que se encontraban.

En el ANOVA bifactorial se observa que en la capa 1 se da una interacción entre los factores *lombriz* y *tiempo*. Así, en dicha capa la abundancia de los oribátidos gimnonóticos en los problemas a tiempo 60 fue similar a la de los controles, pero a tiempo 120 aumentó hasta ser significativamente mayor que en los controles (Figura III.33). En cambio, en la capa 2 se da un efecto significativo del factor *lombriz* (fueron más abundantes en controles) y del factor *tiempo* (fueron más abundantes a tiempo 60), sin interaccionar estos dos factores. Por tanto, en esta capa, la abundancia disminuyó significativamente desde tiempo 60 a tiempo 120, pero en los controles siempre fue significativamente más abundante que en los problemas, a lo largo del experimento.

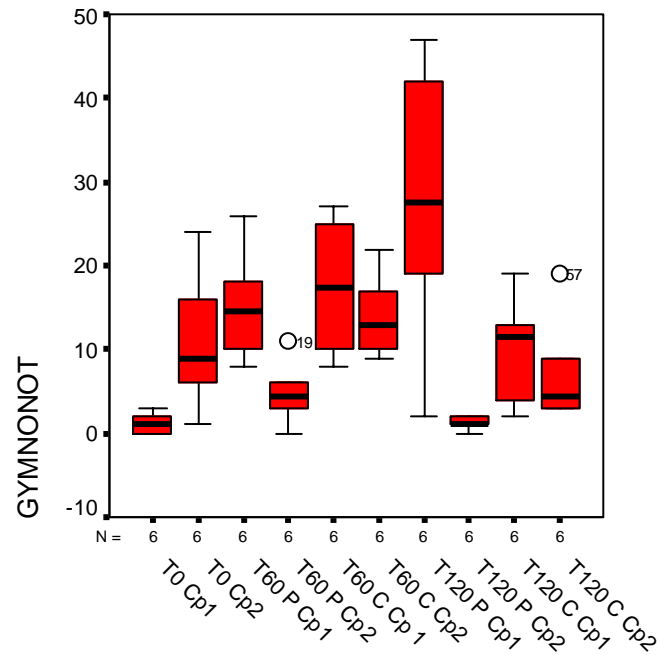


Figura III.32. Representación gráfica de las abundancias de oribátidos gimnonóticos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Oribátidos gimnonóticos
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.0336
	LOMBRIZ	0.989
	CAPA	0.011
	TIEMPO	0.163
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.9854
	CAPA	< 0.0001
	TIEMPO	0.5470
	LOMBRIZ-CAPA	0.0019
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0158
	CAPA-TIEMPO	0.0946
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.0759
	MODELO GENERAL	< 0.0001
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.0864
	TIEMPO	0.5544
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0283
	MODELO CAPA 1	0.0514
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.0004
	TIEMPO	0.0082
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.3869
	MODELO CAPA 2	0.0005

Tabla III.20. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con oribátidos gimnonóticos (en rojo $p < 0.05$).

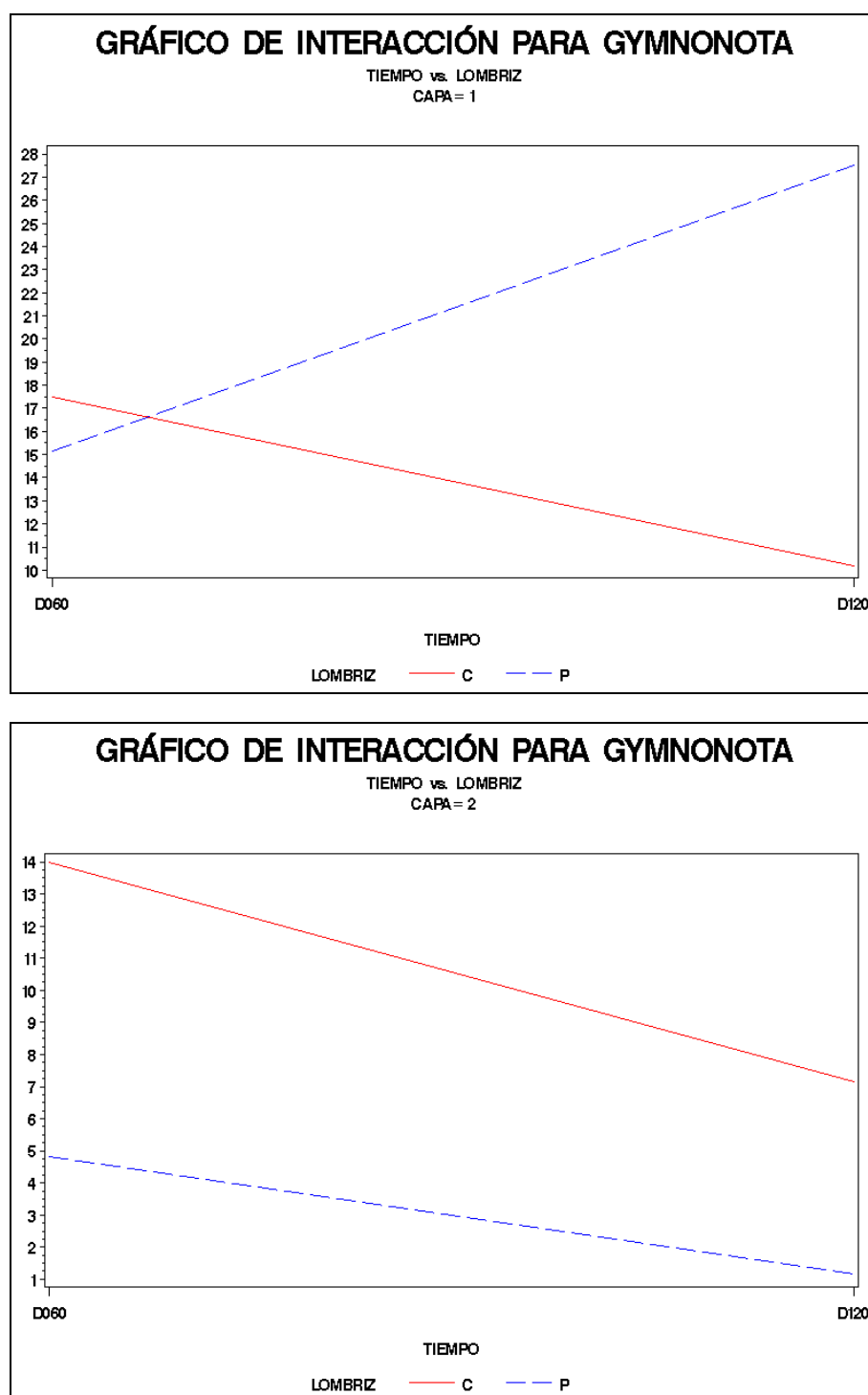


Figura III.33. Representación de los gráficos de interacción para oribátidos gymnonóticos. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Para los oribátidos poronóticos (Figura III.34) se puede apreciar un efecto significativo del factor *tiempo* en el ANOVA unifactorial, siendo más abundantes a tiempo 60 (Tabla III.21).

En el ANOVA trifactorial ninguna de las interacciones entre los factores resultó significativa, pero se volvió a apreciar el efecto significativo del tiempo.

Lo mismo ocurrió en el ANOVA bifactorial para cada capa. El grupo mostró un aumento de su abundancia, estadísticamente significativo, a la mitad del experimento (tiempo 60) que disminuyó a tiempo 120, disminución que llegó a ser significativa en ambas capas (Figura III.35).

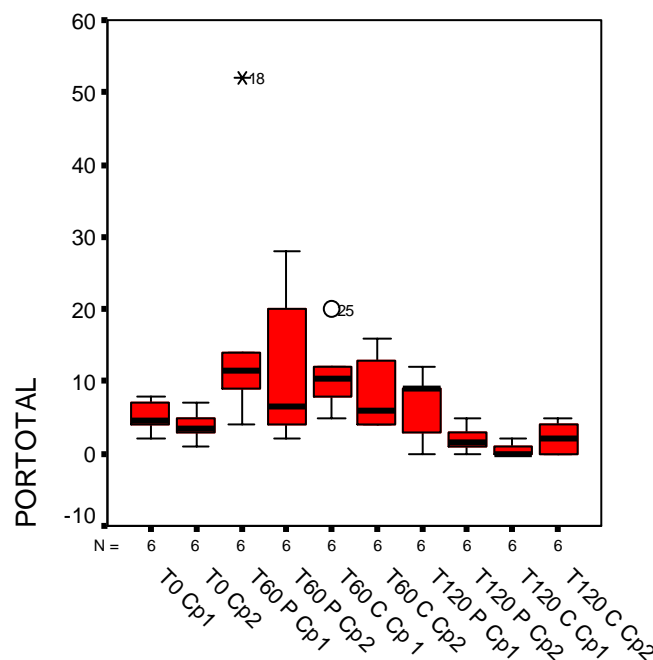


Figura III.34. Representación gráfica de las abundancias de oribátidos poronóticos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Oribátidos poronóticos
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.362
	LOMBRIZ	0.143
	CAPA	0.216
	TIEMPO	0.000
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.0999
	CAPA	0.1949
	TIEMPO	0.0003
	LOMBRIZ-CAPA	0.2946
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.7711
	CAPA-TIEMPO	0.5612
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.6892
	MODELO GENERAL	< 0.0001
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.1189
	TIEMPO	0.0146
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.9487
	MODELO CAPA 1	0.0427
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.5696
	TIEMPO	0.0057
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.5255
	MODELO CAPA 2	0.0363

Tabla III.21. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con ácaros poronóticos (en rojo $p < 0.05$).

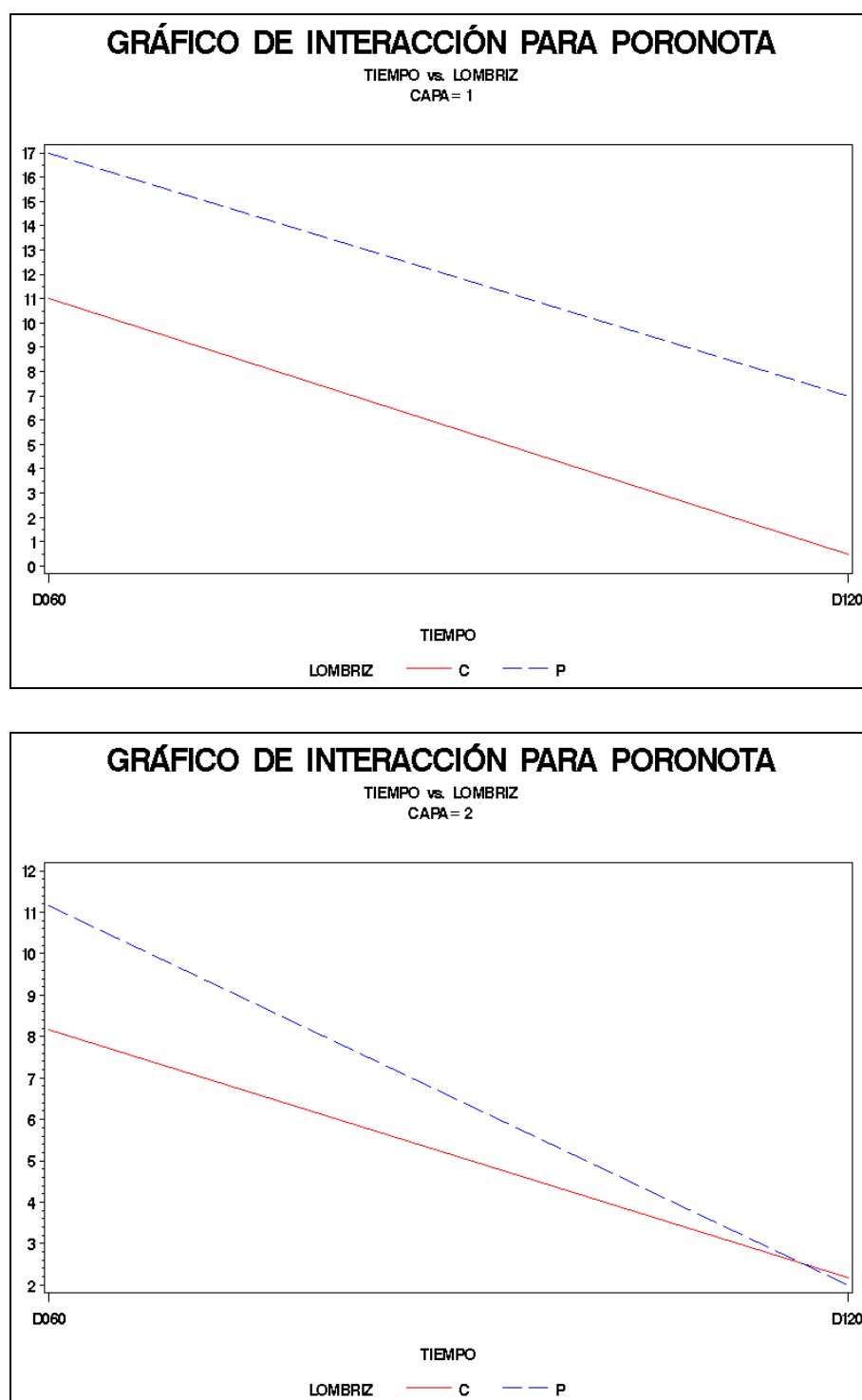


Figura III.35. Representación de los gráficos de interacción para oribátidos poronóticos. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

Otros artrópodos

Por último, para el resto de artrópodos encontrados (Figuras III.36 y III.37), no pudieron definirse tendencias comunes a lo largo del experimento.

En el ANOVA unifactorial (Tabla III.22) no se detectó ningún resultado significativo.

El ANOVA trifactorial muestra un efecto de la capa, pero se encontraron interacciones estadísticamente significativas entre el factor *capa* con los factores *lombriz* y *tiempo*.

En el ANOVA bifactorial únicamente se observaron efectos significativos en la capa 1, tanto del factor *lombriz*, siendo más abundantes en los controles, como del factor *tiempo*, siendo más abundantes a tiempo 60 (Figura III.37).

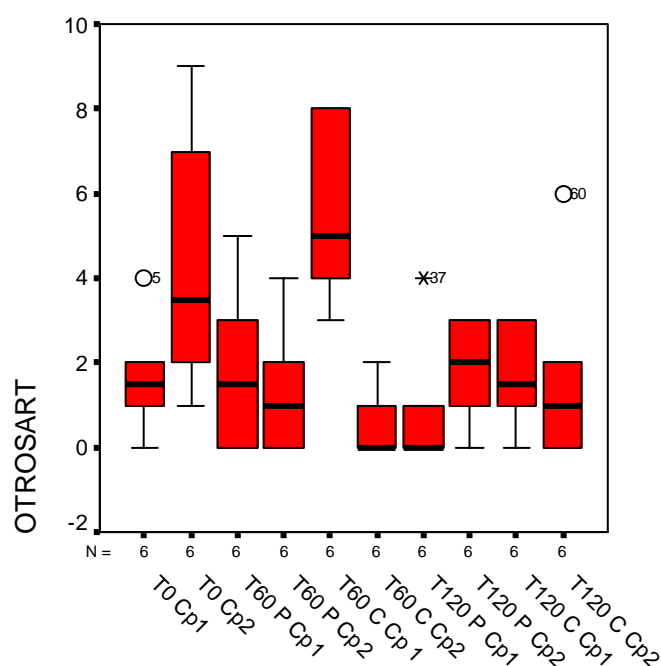


Figura III.36. Representación gráfica de las abundancias de otros artrópodos en cada nivel experimental (leyenda en Tabla III.11). Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Tipo de ANOVA	Tipo de factor	Otros artrópodos
ANOVA UNIFACTORIAL	CAPA EN EL TIEMPO 0	0.0810
	LOMBRIZ	0.154
	CAPA	0.534
	TIEMPO	0.152
ANOVA TRIFACTORIAL	LOMBRIZ	0.0770
	CAPA	0.0247
	TIEMPO	0.1083
	LOMBRIZ-CAPA	0.0068
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.2678
	CAPA-TIEMPO	0.0017
	LOMBRIZ-CAPA-TIEMPO	0.0770
	MODELO GENERAL	0.0003
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=1	LOMBRIZ	0.0054
	TIEMPO	0.0032
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.0637
	MODELO CAPA 1	0.0009
ANOVA BIFACTORIAL PARA VALORES DE CAPA=2	LOMBRIZ	0.4431
	TIEMPO	0.2070
	LOMBRIZ-TIEMPO	0.6076
	MODELO CAPA 2	0.4771

Tabla III.22. Valores de p correspondientes a los distintos tipos de ANOVA realizados con otros artrópodos (en rojo $p < 0.05$).

También hay que señalar que a tiempo 60 se encontraron microartrópodos pertenecientes a una mayor cantidad de grupos que a tiempo 120, lo que podría ser indicativo de que a largo plazo (tiempo 120) se podría producir una reducción de la diversidad, tanto en presencia de lombrices como en su ausencia.

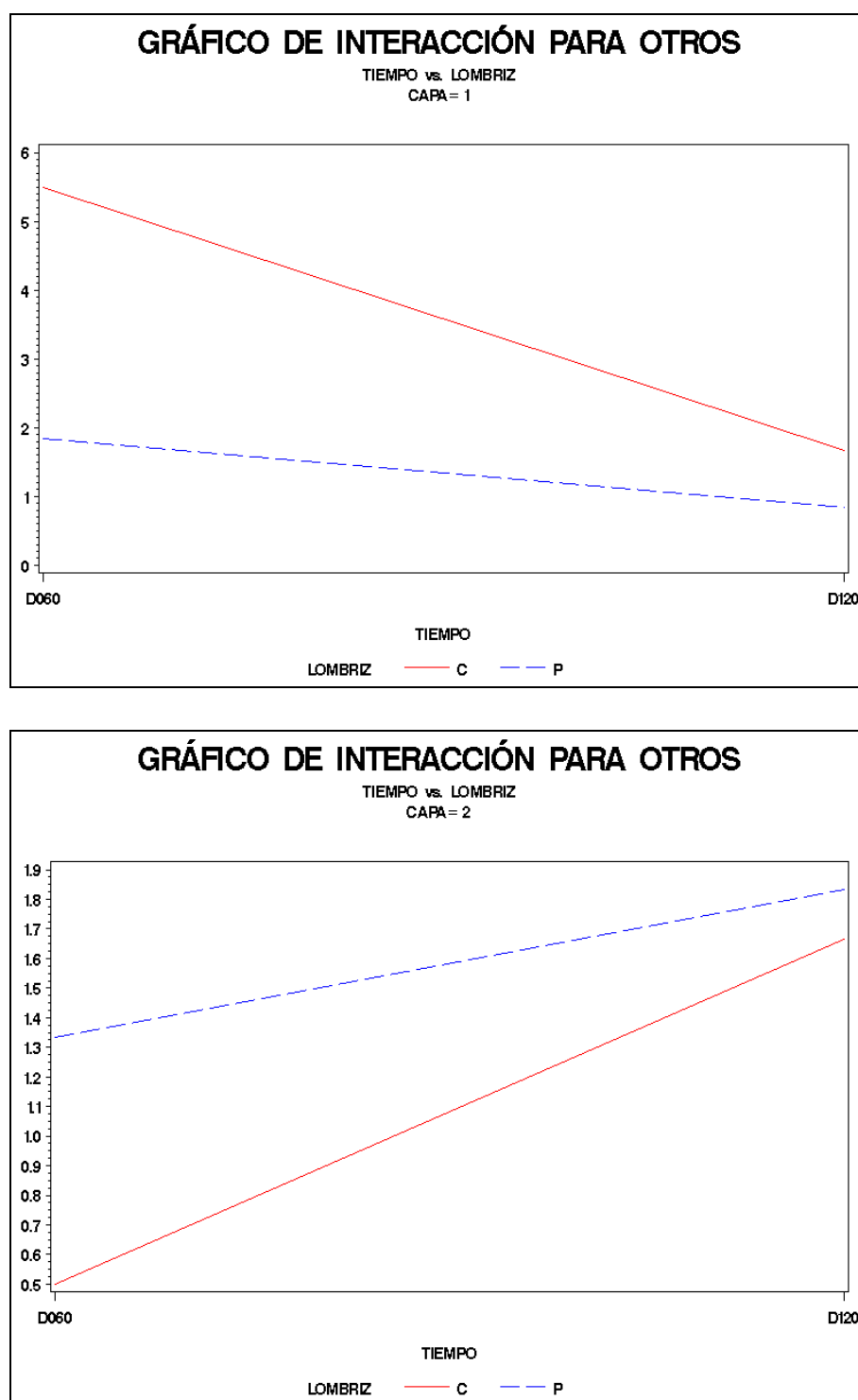


Figura III.37. Representación de los gráficos de interacción para otros artrópodos. Arriba, valores para la capa 1 y abajo, para la capa 2. Las líneas azules representan la evolución de los problemas y las líneas rojas la evolución de los controles.

En las Figuras III.38, III.39 y III.40 puede verse un resumen de los resultados encontrados en el experimento.

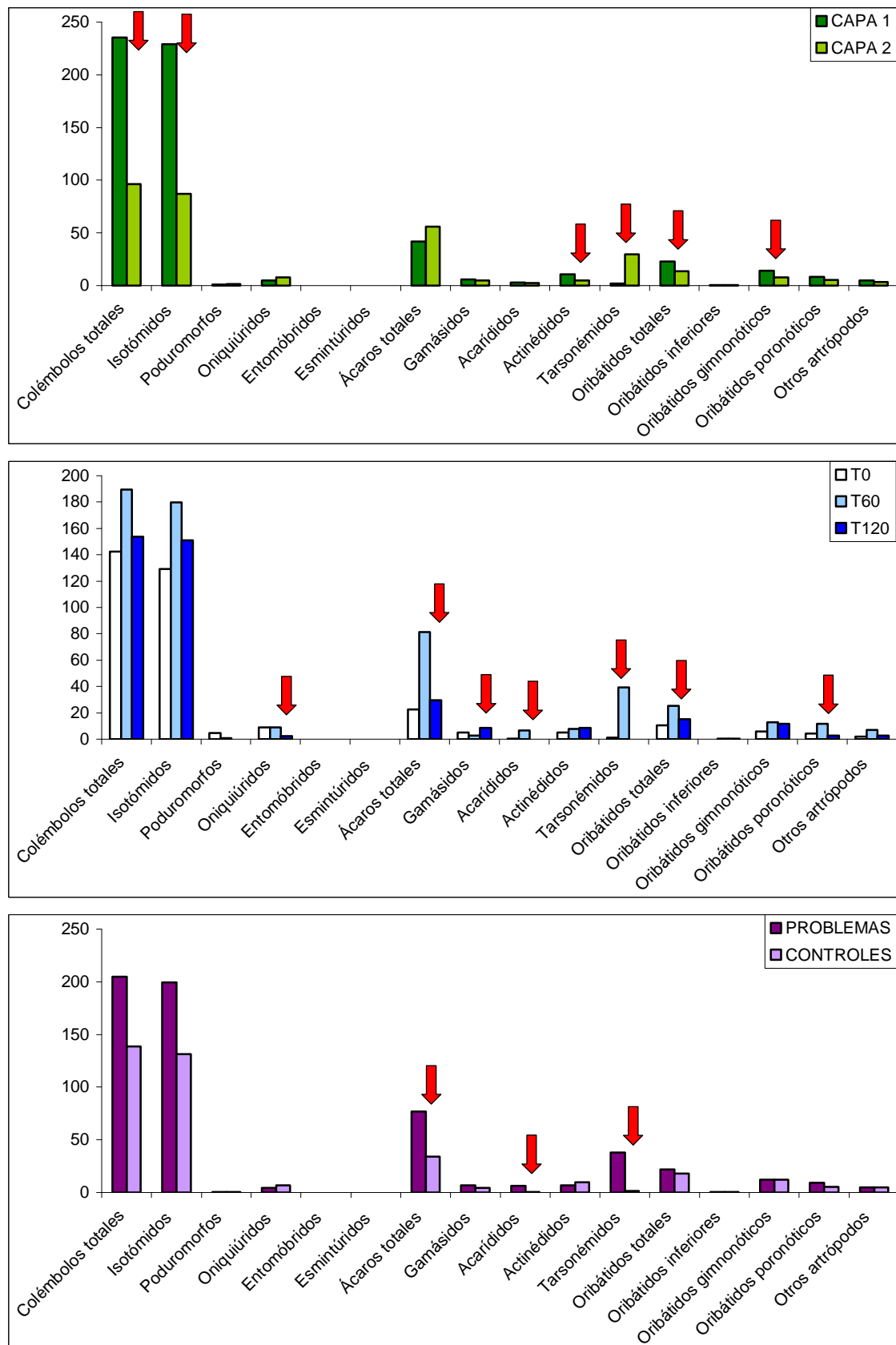


Figura III.38. Representación gráfica de las medias de abundancia de todos los grupos de microartrópodos en cada nivel de cada factor. Las flechas rojas indican diferencias estadísticamente significativas.

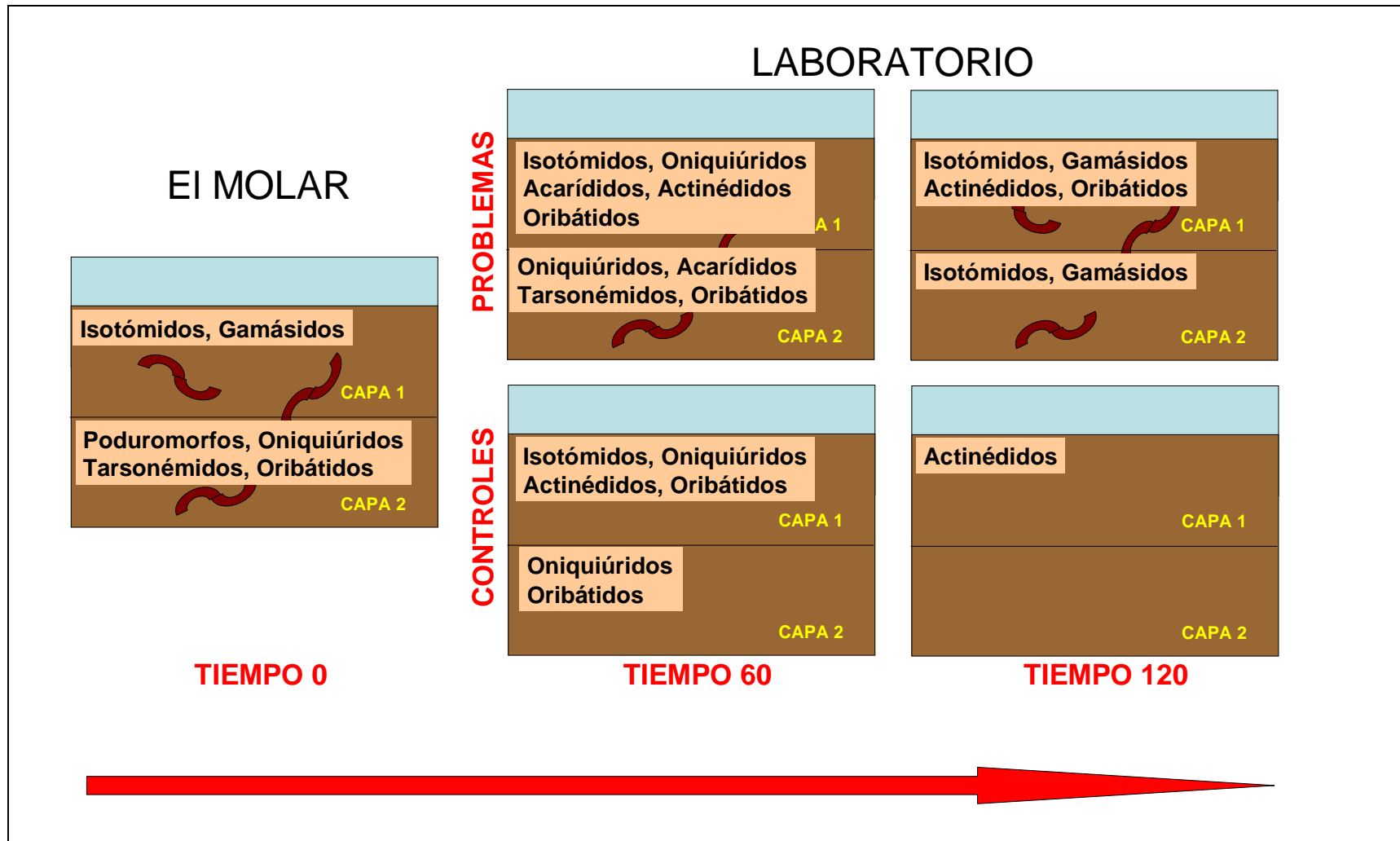


Figura III.39. Representación gráfica de los resultados de los experimentos de laboratorio de larga duración. Se señala cada grupo de microartrópodos en los niveles donde fue más abundante.

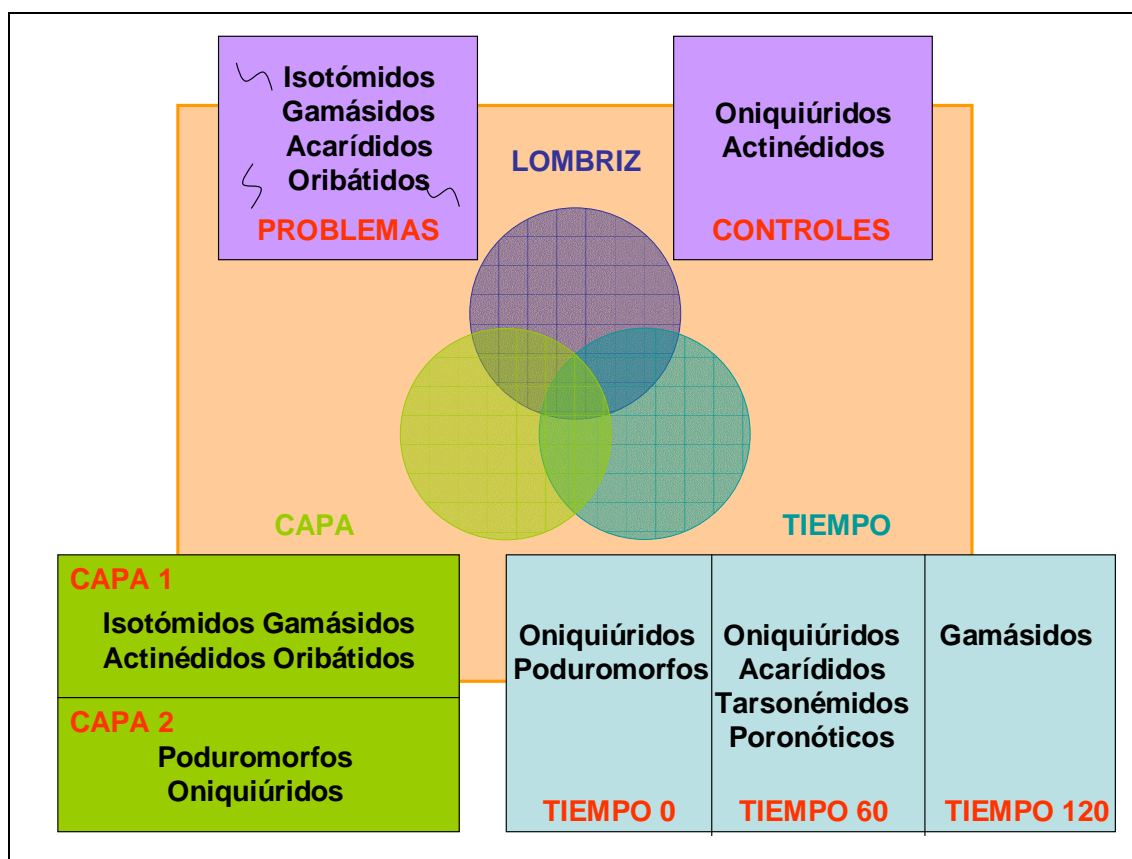


Figura III.40. Representación gráfica de los resultados obtenidos en el experimento realizado, que sintetiza el efecto de los tres factores sobre los distintos grupos de microartrópodos y su interacción. Cada grupo de microartrópodo se señala en los niveles donde fue más abundante para cada factor.

III.4. Discusión

Cada vez existe más evidencia de que las lombrices influyen sobre la densidad, la diversidad, la estructura y la actividad de las comunidades de la microfauna edáfica (Brown 1995). Los resultados obtenidos en los experimentos de laboratorio realizados en este trabajo sugieren también que la lombriz *H. elisae* ejerce un efecto, normalmente negativo, sobre los microartrópodos de El Molar.

Experimentos iniciales

En los experimentos realizados durante el año 2001 (experimentos iniciales) los microartrópodos fueron, en general, más abundantes en ausencia de lombrices en todas las estaciones del año estudiadas. Los resultados sólo fueron significativos para algunos grupos y estaciones, pero esos grupos fueron precisamente los más abundantes y posiblemente los que desempeñan un papel más importante en la comunidad de microartrópodos. Los grupos con densidades más bajas presentaron tendencias similares, aunque no llegaron a ser estadísticamente significativas.

Entre los colémbolos destacaron los isotómidos, poduromorfos y esmintúridos, que generalmente presentaron mayores abundancias en ausencia de lombrices, especialmente los isotómidos, para los que las diferencias fueron estadísticamente significativas en casi todos los casos. Para los poduromorfos las conclusiones no son del todo fiables, teniendo en cuenta el fuerte descenso de abundancia que sufrieron durante el experimento, posiblemente debido a que alguna de las condiciones del experimento les resultó desfavorable. Este descenso se ha detectado también en trabajos de otros autores, como en los experimentos de Migge (2001) con el colémbolo del género

Tomocerus de la familia Tomoceridae, que era dominante en el campo y desaparecía en los mesocosmos de laboratorio. Aún así los poduromorfos siguen el mismo patrón que los isotómidos y los esmintúridos. Las otras dos familias de colémbolos, oniquiúridos y entomóbridos, tienen abundancias muy bajas, lo que también hace disminuir la fiabilidad de los resultados dándose tendencias poco claras y en ningún caso significativas.

Hale (1971) y Maraun *et al.* (1999) señalan que algunos colémbolos prefieren hábitat ricos en materia orgánica, por eso suelen aparecer asociados a las lombrices de tierra, que también muestran preferencia por este tipo de hábitat (Lee 1985; Edwards y Bohlen 1996). En este trabajo se han encontrado abundancias mayores de colémbolos en ausencia de lombrices, pero esto sólo es aparentemente contradictorio con lo indicado por dichos autores. En las condiciones experimentales de este trabajo, la cantidad de suelo disponible es limitada (400 g) y es posible que las lombrices de tierra consuman una parte importante de la materia orgánica utilizable, que de esta forma no estaría disponible para los microartrópodos, que tenderían por tanto a situarse en los compartimentos sin lombrices donde no se verían sometidos a esta competencia por el alimento. Otro factor que puede influir es que en suelos con lombrices la materia orgánica se distribuye más homogéneamente en las capas del suelo. Esto obligaría a los colémbolos a buscar los recursos tróficos en capas más profundas (Marinissen y Bok 1988). Sin embargo, este efecto, que puede darse en la naturaleza, no podría observarse en los experimentos iniciales, pues todo el suelo del microcosmos es llevado a los Berleses para extraer los microartrópodos, sin poder saber a qué profundidad se encontraban.

Brown (1995) concluye que el efecto de las lombrices de tierra sobre los microartrópodos sería reducir sus poblaciones, ya que compiten por los mismos

recursos, pero las lombrices pueden acceder a ellos más eficazmente en detrimento de otros grupos de animales que resultan perjudicados, salvo cuando estos son capaces de utilizar algunos de los residuos producidos por las lombrices, como las heces.

Otra posibilidad que no se puede descartar a priori es que la relación interespecífica encontrada en este trabajo se deba a depredación de las lombrices sobre los microartrópodos. A este respecto, McLean y Parkinson (1998), señalan que el hecho de que las lombrices puedan consumir microartrópodos activa o pasivamente no ha sido aún suficientemente demostrado, aunque no parece probable que éste sea el principal mecanismo que determina las relaciones entre ambos grupos. Ambas posibilidades, depredación y competencia, se tratarán en un capítulo posterior de este trabajo.

Por otro lado, las lombrices producen estructuras (galerías y heces) con alta cantidad de materia orgánica, carbono asimilable y otros nutrientes, permeabilidad al oxígeno, porosidad y propiedades hídricas favorables, condiciones todas ellas positivas para la proliferación de microflora y microfauna (Brown 1995). Loranger *et al.* (1998) y Marinissen y Bok (1988) discuten esta influencia de las lombrices de tierra sobre la estructura físico-química del suelo. Los colémbolos pueden verse afectados por estas modificaciones de las propiedades del suelo que, como señalan McLean y Parkinson (1998), a corto plazo provocan un aumento de la heterogeneidad ambiental, lo que en principio podría favorecer a los microartrópodos, pero a largo plazo producen el efecto contrario, favoreciendo la homogeneidad ambiental y la disminución de nichos para los microartrópodos. En el caso concreto de estos experimentos iniciales, 21 días son tiempo suficiente para que las lombrices afecten por completo los 400 g del suelo a su alcance, pudiendo provocar, por tanto, este efecto de disminución de nichos. También existe la posibilidad de que el efecto físico-químico vaya unido a la producción de

sustancias o exudados por la lombriz, que no beneficien o incluso ahuyenten a los microartrópodos.

En lo referente a los ácaros, en general, se ha observado el mismo efecto sobre casi todos los grupos, siendo los gamásidos, actinédidos y oribátidos los que presentan tendencias más claras y significativas.

Gamásidos y actinédidos son básicamente depredadores (Koehler 1997), por tanto, tenderían a concentrarse en los puntos más ricos en fauna edáfica de la que se alimentan. Su mayor abundancia en ausencia de lombrices podría explicarse por la alta abundancia de los colémbolos. La compactación y mezcla de sustratos y la destrucción no intencionada de huevos y juveniles también puede hacer disminuir a los gamásidos (Migge, 2001).

Los oribátidos presentan una alta sensibilidad a las perturbaciones del suelo (Norton y Palmer 1991) y podrían verse afectados por las modificaciones inducidas por las lombrices. Son mucho más sensibles que los colémbolos debido a que su desarrollo es más lento, y puede afectarles más el microambiente creado por las lombrices (Maraun *et al.* 1999). Además, Wallwork (1971) señala que muchos oribátidos suelen alimentarse de hongos, y también podrían entrar en competencia con las lombrices. Algunos oribátidos se alimentan también de huevos de colémbolos y otros animales (Wallwork 1971), lo que llevaría a que se concentren en los puntos donde los colémbolos son más abundantes.

Experimentos de defaunación

En el caso de los experimentos realizados con suelo defaunado, los resultados confirman el efecto desfavorable de *H. elisae* sobre los microartrópodos observado en los experimentos iniciales.

En los experimentos de defaunación de tipo I (**DefTI**), donde las lombrices estaban en el interior de la jaula y los microartrópodos en el exterior, se observó que la mayoría de los grupos no fueron capaces de colonizar el suelo defaunado del interior de la jaula cuando había lombrices (en los problemas), pero sí cuando no las había (en los controles). Los tarsonémidos fueron el único grupo que parecía ir colonizando el suelo del interior de la jaula tanto en los problemas como en los controles, lo que quizás se deba a que tengan una mayor capacidad de movimiento y colonización.

Otros grupos, como los oribátidos, no fueron capaces de colonizar el suelo defaunado del interior de la jaula, hubiera o no hubiera lombrices. Bruckner *et al.* (1995) observaron una colonización exitosa de suelo defaunado por parte de la mayoría de los grupos edáficos como enquitreídos y colémbolos, que tampoco se dio en el caso de los ácaros oribátidos. Puede que esa dificultad para colonizar nuevos nichos vaya relacionada con la menor capacidad de movimiento de dicho grupo ya que son muy sensibles a los cambios, tal y como se discutió anteriormente.

En los experimentos de defaunación de tipo II (**DefTII**), en los que las lombrices y los microartrópodos estaban inicialmente juntos en el interior de la jaula, casi todos los grupos de microartrópodos mostraron tendencia a escapar de la presencia de la lombriz en los microcosmos problema, mientras que en los microcosmos control sin lombrices la mayoría de los grupos permanecieron dentro de la jaula.

Los ácaros gamásidos y tarsonémidos también presentaron tendencia a moverse fuera de la jaula en los controles. Esa mayor capacidad de movimiento ya se había observado para los tarsonémidos en los experimentos de defaunación de tipo I (**DefTI**). En el caso de los gamásidos hay que tener en cuenta que son depredadores, seguramente con una mayor capacidad de movimiento y colonización. Sin embargo, esta tendencia a salir de la jaula de los controles parece en principio contradictoria, ya que la mayoría de

la microfauna de la que se alimentan (otros ácaros y colémbolos) permanecieron dentro de la jaula prácticamente sin moverse.

Otro aspecto a tener en cuenta, es que las abundancias no llegaron a ser significativamente mayores fuera que dentro de la jaula en los problemas, sino que las medias de abundancia fueron similares. Puede ser que la duración del experimento no fuese suficiente para que todos los individuos tuvieran tiempo de escapar del efecto de las lombrices. Sin embargo, también puede suceder que no todas las especies de ácaros y colémbolos presenten un comportamiento tan acusado frente a las lombrices, de modo que podría haber especies que no necesiten escapar de su efecto. Para solucionar esta incógnita sería necesario realizar un estudio taxonómico más detallado de los grupos de microartrópodos que se encontraron dentro y fuera de la jaula.

Aún así, en vista de los resultados, en estos experimentos de defaunación se confirmaría el efecto negativo de la presencia de *H. elisae* sobre la mayoría de los microartrópodos, que mostraron una tendencia general a alejarse del suelo afectado por la actividad de las lombrices.

Experimentos de larga duración

Antes de nada, hay que recordar el carácter exploratorio de estos experimentos, ya que sólo se montaron dos problemas y dos controles, dado el tiempo y el esfuerzo necesarios para el manejo de estos mesocosmos. En estos experimentos se observaron diversas tendencias para cada grupo de microartrópodos según el tipo de análisis realizado y según el factor o combinación de factores que se consideren.

En relación a la capa del suelo, algunos grupos fueron más abundantes en la capa superficial (isotómidos, gamásidos, actinédidos y oribátidos), otros en la capa más

profunda (poduromorfos y oniquiúridos) y otros, como a los acarídidos, no mostraron preferencia clara por una u otra capa.

Respecto al efecto del tiempo, la mayoría de los grupos salvo algunas excepciones fueron más abundantes a los 60 días, es decir, a mitad del experimento, en el momento en el que la posible perturbación provocada por las lombrices o por otros organismos edáficos es intermedia. McLean y Parkinson (1998) han observado resultados similares, lo que representaría una confirmación de la denominada “hipótesis ecológica de la perturbación intermedia” (Connell, 1978; Huston, 1979, 1994), según la cual un nivel intermedio de frecuencia e intensidad de la perturbación provocaría una mayor abundancia y el mayor número de especies coexistentes, al crear una mayor diversidad de hábitat.

Otra de las posibles causas para que se den máximos de abundancia a mitad del experimento puede ser una cuestión de competencia interespecífica, pues es posible que a la mitad del experimento, los recursos sean aún abundantes y diversos para todo el rango de población de microartrópodos, provocando ese aumento de sus poblaciones. A largo plazo, la mayoría de los grupos sufren un descenso en sus abundancias debido, quizás, a que sea el momento en el que los recursos tróficos para la mayoría de ellos empiecen a escasear.

Sólo se dieron dos excepciones claras a esta pauta de comportamiento frente al tiempo, los poduromorfos y los gamásidos. Los poduromorfos sólo presentaron una población relativamente abundante en condiciones naturales (tiempo 0), disminuyendo drásticamente a lo largo del experimento, como ha ocurrido en los demás experimentos, lo que ha hecho imposible extraer cualquier conclusión sobre este grupo. Como ya se ha indicado anteriormente, es probable que alguna de las condiciones experimentales sea la

responsable de la disminución drástica de los poduromorfos también en los mesocosmos usados en estos experimentos de larga duración.

Los gamásidos presentaron mayor abundancia al final del experimento (tiempo 120). Esto podría deberse a que se trata de un grupo depredador que se alimenta de otros microartrópodos. Por tanto, el efecto que se produce a medio plazo sobre sus presas tardaría más tiempo en afectarles a ellos. Es posible que si el experimento hubiera durado más tiempo, el equilibrio depredador-presa se hubiese visto afectado y la abundancia de gamásidos habría acabado también por disminuir tras reducirse la abundancia de presas de las que se alimentan.

Tras el estudio de los factores *capa* y *tiempo*, por último, se aborda el efecto del factor *lombriz* sobre el comportamiento de los grupos de microartrópodos. Para empezar es importante destacar que en el ANOVA trifactorial las interacciones entre el factor *lombriz* y el factor *tiempo* suelen ser significativas. Esto indica que el efecto de las lombrices va casi siempre ligado al tiempo.

Por un lado, algunos grupos, como los isotómidos o los oribátidos gimnonóticos, presentaron un aumento de abundancia en presencia de lombrices sobre todo a largo plazo (tiempo 120), lo que plantea nuevas reflexiones sobre el resto de los experimentos realizados. Puede ser que en este tipo de experimento, con mesocosmos de un volumen mucho mayor que el de los microcosmos utilizados en los otros experimentos, la competencia por los recursos entre las lombrices y algunos grupos de microartrópodos no se produzca de forma tan rápida. Además, las lombrices, en estas condiciones más parecidas a las naturales, podrían estimular a través de la producción de mucus algunas poblaciones de microflora como las de los hongos de los que se alimentan algunos colémbolos.

También existe la posibilidad de que los colémbolos sean atraídos por las lombrices mediante señales químicas (Salmon y Ponge 1999). Muchos colémbolos son atraídos por sustancias producidas por hongos, lo que puede reforzar la idea de que también suceda con las lombrices. Varios autores (Salmon y Ponge, 2001; Salmon, 2001) observaron que los colémbolos eran atraídos por la mezcla de mucus y orina de algunas lombrices. Quizás por eso los colémbolos aumentan o se mantienen estables en presencia de las lombrices, pero no disminuyen como ocurre en los controles sin lombrices de la capa 1. El hecho de que el aumento de los isotómidos en presencia de las lombrices sea más marcado en la capa 2 puede ser debido a que fue en dicha capa donde se encontraron la mayoría de las lombrices al final del experimento y, por tanto, su efecto sería más acusado en esta capa.

Sin embargo, tampoco se puede ignorar la alta mortalidad que las lombrices sufrieron durante este experimento. Es posible que la disminución del número de lombrices permita desarrollarse a estos grupos de microartrópodos, al anularse la posible competencia por el alimento. También puede haber ocurrido que las lombrices muertas y en descomposición, a cuyo alrededor se produce un gran aumento de hongos y bacterias, atraigan a algunos de los microartrópodos que se alimentan de estos recursos, y éstos a su vez a sus posibles depredadores. Se producirían, por efecto de la cadaverización, acúmulos de materia orgánica que producen explosiones demográficas de microorganismos y la consecuente concentración de otros grupos edáficos. Esto explicaría también el gran aumento de algunos grupos de microartrópodos en los mesocosmos problema, sobre todo a mitad del experimento, como ocurre, aparte de con los isotómidos y los oribátidos, con los acarídidos y con los tarsonémidos.

Los gamásidos también fueron más abundantes en presencia de lombrices a tiempo 120. Esto puede deberse a su categoría trófica, siendo los gamásidos más

abundantes en presencia de lombrices, porque también lo son los isotómidos que probablemente sean una de las presas de este grupo depredador. Se produciría por tanto un efecto indirecto de las lombrices sobre los gamásidos, como se ha comentado anteriormente.

Por otro lado hay grupos, como los oniquiúridos, que siempre presentaron mayor abundancia en los controles que en los problemas, aunque esta diferencia sólo fue estadísticamente significativa a tiempo 60, cuando el grupo presentaba una abundancia máxima. Es posible que para este grupo de colémbolos se establezca, ya a tiempo 60, una competencia por algún tipo de recurso compartido con las lombrices y que dicho recurso comience a escasear a partir de ese momento del experimento. Precisamente este grupo, que mantiene la tendencia a disminuir en presencia de las lombrices, es uno de los que habita mayoritariamente en la capa 2, la más tratada, donde se situaron casi todas las lombrices al final del experimento. Podría ser que tanto para lombrices como para oniquiúridos la capa 2 sea la más adecuada, ya que es en la que mejor se mantiene la humedad en los experimentos.

Es posible que todos estos resultados nos pongan ante una de las claves de la relación entre las lombrices y los microartrópodos, de modo que algunos microartrópodos escapen del efecto de las lombrices en función del tiempo, cuando la perturbación o la competencia inducida por las lombrices sea lo suficientemente importante. McLean y Parkinson (1998) llevaron a cabo experimentos en mesocosmos similares a estos experimentos de larga duración realizados con *H. elisae*, concluyendo que la actividad de las lombrices tiene efectos variables en las abundancias de microartrópodos, aunque las abundancias máximas tienden a ocurrir a niveles intermedios de la actividad de la lombriz. Esto coincide con la hipótesis de la perturbación intermedia mencionada anteriormente.

Las perturbaciones incluyen factores bióticos como depredación y competencia y factores abióticos como fluctuaciones de factores físicos y sucesos catastróficos. En el suelo, las perturbaciones mecánicas normalmente las causan las lombrices que mezclan las capas del suelo y reducen la diversidad de hábitat y la cantidad de recursos disponibles para los microartrópodos (Maraun *et al.* 2003 a). Para los microartrópodos la ingestión de materia orgánica por las lombrices también es una perturbación. Esa perturbación no afecta igual a todos los grupos, algunos coexisten con las lombrices mucho tiempo y se acaban adaptando a su perturbación, mientras que los grupos que soportan peor los cambios ambientales, debido a su pequeña talla o a su lenta reproducción, disminuyen o se extinguen en presencia de las lombrices (Migge, 2001).

En estos experimentos el tiempo de coexistencia podría determinar el momento en que la perturbación o la competencia por el alimento empieza a ser limitante para cada grupo. Así, unas veces provoca la competencia por algún recurso común y otras hace desaparecer la competencia al provocar un aumento de ciertos recursos, como los hongos, de los que se alimentan algunos grupos de microartrópodos como los isotómidos.

En resumen, este experimento de larga duración plantea más dudas que problemas resuelve. Hay que destacar el aumento de las poblaciones de algunos grupos en presencia de lombrices, lo que representa un resultado opuesto al de los otros experimentos de laboratorio. La estructura del experimento y la alta mortalidad de lombrices han supuesto limitaciones, pero los resultados obtenidos han permitido elaborar algunas hipótesis que abren líneas de trabajo que podrían ser exploradas en el futuro.

CAPÍTULO IV



ESTUDIOS DE CAMPO

IV.1. Introducción

Una parte de los estudios realizados en Zoología del Suelo, están basados en muestreos o experimentos realizados directamente en el campo. Este tipo de estudios no permite controlar las variaciones microclimáticas del lugar como en los experimentos de laboratorio, pero se aproxima más a las condiciones naturales y por tanto las conclusiones sobre el comportamiento de las especies suelen ser más cercanas a la realidad.

Los estudios de campo que abordan las relaciones entre organismos edáficos, entre los que se incluyen las lombrices de tierra, suelen utilizar métodos que implican la eliminación parcial o total de las lombrices de los puntos de estudio, para comparar con puntos donde no se han eliminado. Esta eliminación puede responder a un efecto humano no planeado directamente, como resultado de determinadas prácticas agrícolas o a procesos de contaminación, o bien puede planearse para los experimentos utilizando biocidas, electroshock u otros medios. Otra posibilidad es estudiar suelos libres de lombrices que estén siendo colonizados como resultado indirecto de actividades humanas (Parkinson y McLean, 1998).

Marinisen y Bok (1988) fueron de los primeros en realizar trabajos de campo con la intención de comparar la abundancia y la composición específica de los colémbolos en suelos con presencia o ausencia de diversas especies de lombrices. No encontraron diferencias significativas entre los dos tipos de suelo, aunque algunas especies de colémbolos sólo estaban presentes en suelos con lombrices y otras sólo en suelos sin lombrices. Además observaron una influencia sobre la distribución de los colémbolos en función de su talla, de modo que los más grandes se situaban en todo el perfil de los

suelos con lombrices, mientras que en suelos sin lombrices no eran capaces de acceder a las capas más profundas. Las lombrices mostraron, por tanto, un importante efecto sobre la distribución vertical, al crear galerías verticales que permiten a otros animales explorar más profundamente el perfil del suelo. Es interesante resaltar este papel de las lombrices de tierra como “ingenieros del ecosistema” capaces de modificar el suelo e influir sobre los organismos que lo habitan (Lavelle y Spain, 2001).

Hamilton y Sillman (1989) realizaron muestreos similares para observar la influencia de *Lumbricus terrestris* sobre la comunidad de microartrópodos en distintos tipos de hábitat y momentos del año. Esto les permitió apreciar que la distribución de microartrópodos en suelos tratados o no tratados por lombrices variaba en función de las condiciones ambientales estacionales, como la humedad y la reestructuración física que se producía por las heces de las lombrices, según el tipo de alimentación que presentaban en cada época del año. Esto podría explicar en parte la alta variación de resultados obtenidos por unos u otros autores según el tipo de experimento, las especies utilizadas o los lugares de muestreo y sus condiciones ambientales.

Loranger *et al.* (1998) también compararon en campo zonas con alta y baja densidad de la lombriz endogea *Polypheretima elongat*, encontrando, en general, una mayor abundancia, densidad y riqueza taxonómica de colémbolos en los suelos con altas densidades de lombrices. Estos autores señalaron una relación con la talla de los colémbolos, siendo los de mayor tamaño los más abundantes en las zonas con más lombrices, lo que atribuyen a la mejora de calidad hídrica, trófica y de la estructura de suelo (porosidad) que provoca la actividad de las lombrices.

Más recientemente, Tiunov (2003) estudió en campo la abundancia y composición de diversos grupos edáficos comparando suelo tratado y suelo no tratado por *Lumbricus terrestris*. En general, encontró mayor abundancia de casi todos los

grupos, incluidos los microartrópodos, en el suelo tratado, aunque el efecto variaba con la estación del año. Parece que la concentración de recursos en el suelo tratado provocaba ese aumento de abundancia y biomasa.

Sin embargo, no siempre se ha encontrado un efecto positivo de las lombrices sobre los microartrópodos en estudios de campo. Scheu y Parkinson (1994) observaron que las lombrices homogenizan el suelo mezclando las capas y sustituyéndolas por sus heces, lo que provocaba una pérdida de diversidad de los microhábitat disponibles para los microorganismos y la fauna del suelo, y una disminución de la diversidad de especies de estos grupos de organismos.

Los resultados también han sido variables según el grupo taxonómico y las condiciones ambientales. Maraun *et al.* (1999) compararon el número de microartrópodos y nematodos en muestras de los llamados “middens” (acúmulos fecales que fabrican las lombrices en la superficie del suelo) de *Lumbricus terrestris*, y del suelo no tratado de alrededor. El resultado varió según los grupos, pero en general casi todos los isotómidos, ácaros gamásidos y nematodos bacteriófagos y omnívoros fueron más abundantes en las heces de las lombrices, mientras que los oribátidos en general y los nematodos fitoparásitos, lo fueron en el suelo normal. Los nematodos y colémbolos son ubiquistas y generalistas y se ven favorecidos por el aumento de alimento (fundamentalmente de la masa microbiana) alrededor de la drilosfera. Los gamásidos son depredadores de colémbolos y nematodos, y se sitúan donde se encuentran sus presas. Los oribátidos en cambio, son muy sensibles a las perturbaciones, pues su desarrollo es muy lento, por lo que no parece favorecerles la alteración del suelo que provocan las lombrices.

Shrader y Seibel (2001), en cambio, realizaron estudios similares con *L. terrestris* encontrando más mesofauna y más actividad microbiana en los “middens” que en el

suelo control y observaron que ese efecto de las lombrices se potenciaba en determinados manejos de cultivos, sobre todo en aquellos en los que se añadía follaje, ya que el efecto “hot spot” de los “middens” de las lombrices aumentaba.

McLean y Parkinson (2000) compararon parcelas en campo con y sin la lombriz epigea *Dendrobaena octaedra*, que había sido introducida en un pinar en el que no había presencia previa natural de lombrices. No observaron ninguna tendencia clara, sino resultados heterogéneos según la capa del suelo, debido a los cambios en la estructura física de las capas orgánicas que provoca dicha lombriz epigea, al mezclar los horizontes más superficiales.

Maraun *et al.* (2001) añadieron distintas fuentes de carbono, nitrógeno y fósforo al suelo para ver como afectaban estos aportes a la abundancia de micro y mesofauna. Mientras las lombrices y la microfauna aumentaban con el aporte de carbono, la mesofauna (ácaros y colémbolos) disminuían. Interpretaron que estos resultados se podrían deber a un efecto indirecto de la actividad de las lombrices, de modo que en zonas con aporte de carbono la actividad de las lombrices era mayor, lo que parecía inhibir la colonización del suelo por los microartrópodos y facilitar la de otros organismos como protozoos y nematodos, quizás por el aumento de la humedad y de la población microbiana. Los protozoos y nematodos se benefician de la actividad de las lombrices a pesar de que pueden formar parte de su dieta, ya que las lombrices aumentan la capacidad de retención hídrica y la población microbiana de la que se alimentan protozoos y nematodos. Los ácaros y colémbolos, en cambio, se ven perjudicados por las perturbaciones, contrarrestando el efecto positivo que podría provocar en principio el aporte de nutrientes y el aumento de la población microbiana.

La forma más habitual de estudiar las relaciones de los organismos edáficos en el campo es realizar muestreos para conocer la distribución horizontal de las especies, pero

hay autores que han realizado experimentos. Wickenbrock y Heisler (1997) en experimentos de campo de dos meses de duración, observaron mayor abundancia de colémbolos en suelos agrícolas con presencia de *Aporectodea caliginosa* y *Lumbricus terrestris*. Este efecto en el campo, fue menos evidente que en el laboratorio porque las prácticas agrícolas hacen el ambiente más heterogéneo y los poros creados por las lombrices son menos importantes.

Posteriormente, Migge (2001) enterró, durante tres años, recipientes de PVC a 40 cm de profundidad con distintas especies de lombrices endogeas (*Octolasion tyrtaeum* y *Aporrectodea turgida*) y anécicas (*Lumbricus terrestris*). Los resultados que obtuvo en campo también fueron diferentes a los que había obtenido en laboratorio, ya que no encontró los efectos negativos de las lombrices sobre los microartrópodos que sí había observado en laboratorio, aunque algunos grupos tendían a disminuir su abundancia en presencia de las lombrices anécicas.

Como puede verse, los antecedentes bibliográficos aquí expuestos muestran que el efecto de las lombrices sobre los microartrópodos en condiciones naturales es bastante variable, igual que ocurre en los experimentos de laboratorio.

Para contribuir al conocimiento de estos aspectos en el caso de *H. elisae* y en condiciones de campo, se realizaron distintos trabajos en la parcela de El Molar con los que se pretendía cubrir los siguientes objetivos:

1. Observar si el efecto negativo de *H. elisae* sobre los microartrópodos de El Molar, observado en laboratorio, se mantiene en condiciones de campo.
2. Contribuir al conocimiento de la composición taxonómica de los grupos más importantes de invertebrados (microartrópodos y lombrices) que habitan en el suelo de la parcela de El Molar.

3. Conocer el tipo de distribución espacial de estos grupos en la parcela de El Molar e intentar explicar las causas de dicha distribución.
4. Averiguar si existe alguna relación entre las distribuciones de los microartrópodos y de las lombrices.

IV.2. Material y métodos

IV.2.A. Experimento de campo

Este experimento se realizó en la parcela de El Molar durante los meses de noviembre y diciembre del año 2002, período bastante húmedo y lluvioso en la zona.

Se confeccionaron microcosmos que consistían en una jaula de red rectangular (de 2 mm de malla) de dimensiones 14x18x7 cm, donde cabía una cantidad aproximada de suelo de unos 1500 gramos por jaula. Las jaulas se rellenaron con el suelo natural de El Molar que se extrajo del lugar donde luego fueron enterradas las jaulas, después de su revisión para asegurarse de que no había ninguna lombriz en ese suelo. Se realizaron 12 réplicas, 6 problemas, donde se introdujeron 5 ejemplares de *H. elisae* maduros (de 2 a 3 gramos de peso individual) en el interior de cada jaula, y 6 controles, sin lombrices.

Una vez introducidas las lombrices en los microcosmos problema, todas las jaulas se cerraron cosiendo las aristas con hilo de nailon, para evitar así la salida o entrada de otras lombrices. Posteriormente se enterraron en el mismo punto del que se obtuvo el suelo para rellenar las jaulas, en la zona de la parcela de El Molar donde vive *H. elisae* y se mantuvieron enterradas durante 30 días en las condiciones naturales de temperatura y humedad de la parcela.

En la Figura IV.1 puede verse un esquema del experimento y una fotografía de lugar donde se enterró una de las jaulas.

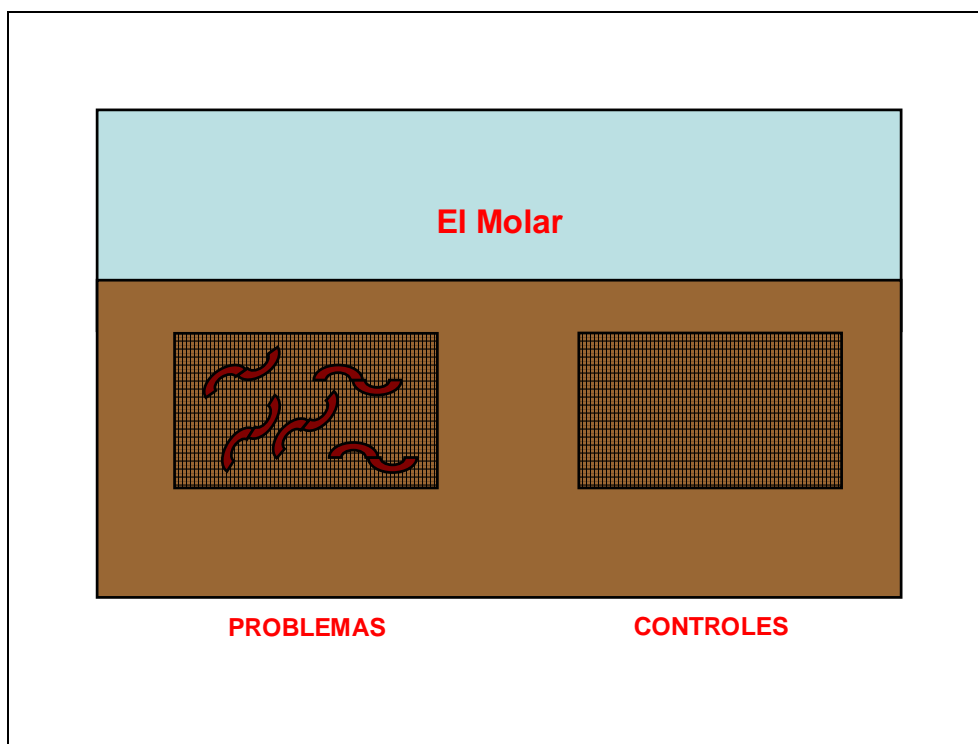


Figura IV.1. Representación gráfica del experimento de campo realizado en El Molar y lugar donde se enterró una de las jaulas, representado por el cuadro naranja.

Pasados 30 días, se desenterraron las jaulas y se llevaron al laboratorio. Allí se desmontaron los microcosmos, se sacó el suelo de las jaulas y se contaron y pesaron las lombrices de los problemas. El suelo se utilizó para extraer los microartrópodos por el método Berlese a partir de 400 gramos de suelo, y finalmente se contaron e identificaron los distintos grupos por los métodos habituales.

Sobre las variables de abundancia de microartrópodos se realizaron análisis paramétricos de la varianza (ANOVA) o no paramétricos (U de Mann-Whitney) en función de si los datos cumplían o no el supuesto de normalidad, considerando la presencia o ausencia de lombrices como variable independiente. El programa estadístico utilizado fue SPSS 12.0.

IV.2.B. Distribución horizontal en campo

En abril del año 2002 se realizó un muestreo en la parcela de El Molar. La parcela estudiada está situada en una ladera de inclinación variable. Tiene unas dimensiones de 112 x 84 m y se dividió en 42 cuadrículas de 13,9 m x 15,8 m, con la intención de cubrir toda la parcela y obtener un número mínimo de muestras de 42 puntos. Se tomaron muestras de fauna edáfica (tanto de lombrices, como de microartrópodos) en la esquina superior derecha de cada cuadrícula, tal y como se representa en la Figura IV.2.

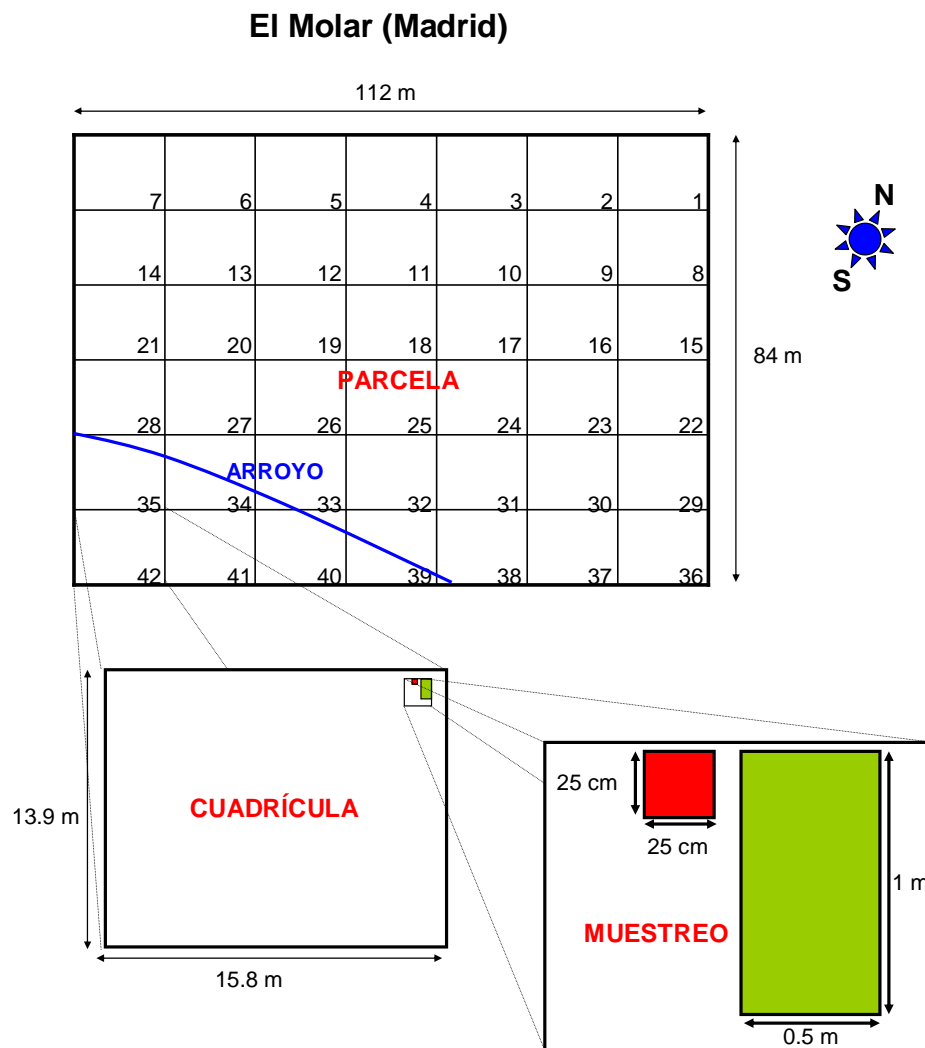


Figura IV.2. Representación gráfica de la parcela de El Molar, de una de las cuadrículas y de las superficies de muestreo en cada cuadrícula. En verde, muestreo de lombrices y en rojo, de microartrópodos. La cuadrícula y el muestreo se representan a escala.

La extracción de lombrices se realizó mediante el método de formol-separación manual, metodología que se explica detalladamente en Moreno (1981) y Jesús (1986). Tras delimitar un rectángulo de 1 x 0.5 m, se retiró la capa vegetal superficial que cubría dicha superficie, con el fin de observar bien la salida de las lombrices (Figura IV.3). Los ejemplares se recogieron de forma manual después de verter 2.5 l de formol diluido al 0.55% sobre el rectángulo de 1 x 0.5 m de superficie y esperar unos 15 minutos. Esta

concentración y tiempo son suficientes para que la mayoría de las lombrices suban a la superficie escapando de la acción irritante del formol. Las lombrices se fijaron en una solución 1:1 de formol al 10% y etanol 96° y se guardaron en tubos de vidrio con formol al 10%, hasta su posterior identificación en el laboratorio.



Figura IV.3. Superficie donde se realizó el muestreo de lombrices antes y después de retirar la capa vegetal superficial.

La extracción de microartrópodos se realizó a partir de una muestra de suelo tomada sobre una superficie de 25 x 25 cm y hasta 10 cm de profundidad, situada al lado izquierdo de donde se realizó la extracción de las lombrices. Estas muestras se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los microartrópodos a partir de 400 gramos de suelo. La extracción de microartrópodos se hizo, por tanto, referida a un peso de suelo determinado, tal y como han hecho otros autores como Maraun *et al.* (1999) o Tiunov (2003). Posteriormente se identificaron y contaron con las técnicas habituales. En su identificación se intentó llegar al nivel taxonómico más preciso posible.

Para conocer la distribución de cada grupo en la parcela de El Molar, lo que puede dar una idea de sus preferencias espaciales, se representaron gráficamente los datos de abundancias de lombrices y de microartrópodos en mapas de distribución utilizando el programa Microsoft PowerPoint XP, mediante un código de colores. Los intervalos de valores utilizados se definieron mediante el método de Daget y Godron (1982) que consiste en representar gráficamente la curva de las abundancias de cada variable y tomar como intervalos de clase los puntos de inflexión de dicha curva (González, 1994).

A partir de los datos de abundancia se calcularon índices de dispersión (que consisten en dividir la varianza por la media) para determinar el tipo de distribución que presentaba cada grupo (al azar, uniforme o agregada).

Análisis estadísticos

Para intentar comparar las distribuciones de las comunidades de microartrópodos con respecto a la abundancia de lombrices y buscar relaciones entre los distintos grupos, se realizaron diversos tipos de análisis estadísticos.

Las diferencias entre las abundancias de microartrópodos en cuadrículas con y sin lombrices se estudiaron mediante análisis de Kruskal-Wallis y de U de Mann-Whitney, ya que los datos de abundancia no resultaron normales, tomando la abundancia de microartrópodos como variables dependientes y la presencia o ausencia de lombrices como factores o variables independientes. El programa utilizado fue SPSS 12.0.

También se realizaron diversos análisis multivariantes. En primer lugar se realizó un análisis factorial de componentes principales cuyo objetivo consiste, básicamente, en el resumen y la reducción de datos. En el caso de este muestreo se pretendía reducir y agrupar el número de variables para sintetizar y facilitar su interpretación y observar sus tendencias.

Muchos investigadores consideran este tipo de análisis meramente exploratorio, útil para la búsqueda de una estructura entre una serie de variables, pero no confirmatorio de ninguna hipótesis previa como en otras técnicas estadísticas. Por tanto, desde un punto de vista práctico, se pueden obviar los supuestos de normalidad, homocedasticidad y linealidad, siendo conscientes de que su incumplimiento produce una disminución en las correlaciones observadas (Hair *et al.*, 1995). Por tanto, se pudo llevar a cabo este tipo de análisis a pesar de que las variables del muestreo no presentaban en todos los casos una distribución normal.

Por último se realizaron dos tipos de análisis de clúster. El análisis de clúster define grupos de objetos con características homogéneas, combinando dos a dos las observaciones con más similitudes, de modo que las observaciones del mismo grupo son más parecidas y homogéneas entre si que las de los otros grupos formados. Este proceso se repite sucesivamente hasta que todas las observaciones quedan englobadas en un único grupo. Difiere de los análisis factoriales en que los análisis de clúster agrupan observaciones, mientras que los factoriales agrupan variables. Su objetivo consiste en simplificar los datos y en identificar una relación entre ellos (Ferrán, 1999). En este trabajo, parece interesante determinar grupos de cuadrículas diferentes en la parcela en función de la distribución de las variables de abundancia de los microartrópodos para después relacionar esos grupos con la presencia o ausencia de lombrices.

Al igual que ocurre con los análisis factoriales, los análisis de clúster son descriptivos, ateóricos y no inferenciales, es decir, no tienen validez estadística y se utilizan fundamentalmente de modo exploratorio. Por tanto, las exigencias de normalidad, tan importantes en otras técnicas, también tienen poco peso en el análisis de clúster. Al igual que el análisis de componentes principales, el análisis de clúster se

pudo llevar a cabo a pesar de que no todas las variables presentaban una distribución normal.

Sin embargo, uno de los problemas de los análisis de clúster es que el uso de datos no estandarizados implica irregularidades en las soluciones ya que las distancias medidas son muy sensibles a las diferentes escalas o magnitudes de las variables. Además las variables no deben estar correlacionadas, porque todas tienen que tener el mismo peso al formar los grupos. Para evitarlo es conveniente reducir el conjunto original de variables correlacionadas entre si, por ejemplo, utilizando los factores que provienen de un análisis de componentes principales previo. Tanto la estandarización como la utilización de las cargas factoriales tienen detractores y defensores, ya que con ello se consigue igualar la escala de datos y reducir variables correlacionadas, aunque al mismo tiempo se produce una pérdida de información. Hair *et al.* (1995) recomiendan, por eso, que se prueben las distintas soluciones.

Además, las soluciones que pueden obtenerse en este tipo de análisis no son únicas y varían en función del método utilizado, la medida de la distancia, las variables utilizadas, etcétera. Por ello, es conveniente combinar diversos métodos y medidas hasta llegar a un resultado con sentido que se pueda contrastar después estadísticamente (Hair *et al.*, 1995).

Por ello se realizaron dos tipos de análisis de clúster en este muestreo. Uno de ellos se elaboró a partir de los datos originales de abundancia de microartrópodos en cada punto de muestreo, y el otro utilizando los valores transformados a partir de los pesos factoriales que se generan para cada punto tras realizar un análisis de componentes principales con las abundancias de microartrópodos. El programa utilizado fue Statgraphics Plus 5.0.

IV.3. Resultados

IV.3.A. Experimento de campo

El primer resultado que se observó fue la alta tasa de mortalidad de las lombrices cuya media fue de un 46.66% (Tabla IV.1), al igual que había ocurrido en los experimentos de laboratorio de larga duración. Presentó valores muy variables, desde el 100% en algunos microcosmos hasta el 0% en otros, pero generalmente fue muy alta. Esto hace que no se pueda otorgar a los resultados obtenidos nada más que un valor indicativo.

Microcosmos	Lombrices iniciales	Lombrices finales	Porcentaje de mortalidad	Humedad del suelo (%)	Media de humedad (%)
Problemas	5 (14.43)	2 (4.80)	60%	25.18	19.08
Problemas	5 (13.56)	5 (16.00)	0%	18.14	
Problemas	5 (13.12)	3 (5.15)	40%	15.72	
Problemas	5 (14.80)	3 (9.10)	40%	19.50	
Problemas	5 (13.89)	0 (0.00)	100%	19.37	
Problemas	5 (13.81)	3 (4.80)	40%	16.60	
Controles	---	---		17.49	17.49
Controles	---	---		15.51	
Controles	---	---		19.53	
Controles	---	---		15.70	
Controles	---	---		17.17	
Controles	---	---		19.59	

Tabla IV.1 Número y peso en gramos (entre paréntesis) de las lombrices al comienzo y al final del experimento de campo, porcentaje de mortalidad y humedad del suelo al final del experimento.

La alta mortalidad no parece estar relacionada con la humedad, ya que la humedad de todas las muestras tomadas está dentro del rango de humedad aceptable para *H. elisae*. Algún otro factor ambiental, ya que no se controla ninguno de los factores que se tenían en cuenta en el laboratorio, o incluso el mismo diseño de los microcosmos pudo

provocar la mortalidad. Resulta evidente, por tanto, que habría que intentar optimizar el tipo de microcosmos si se quieren realizar futuros trabajos en campo.

En lo que se refiere a los microartrópodos, las variables de abundancia de la mayoría de los grupos resultaron no ser normales, por lo que se realizaron análisis de U de Mann-Whitney. Sólo en tres grupos las variables resultaron normales y se pudieron realizar ANOVA. Ni en los ANOVA ni en los análisis no paramétricos se encontraron resultados estadísticamente significativos excepto para los colémbolos isotómidos, que fueron más abundantes en presencia de las lombrices. Aún así, para la mayoría de los grupos (poduromorfos, oniquiúridos, entomóbridos, acarídidos, actinédidos, tarsonémidos, oribátidos superiores gimnonóticos y poronóticos y otros artrópodos) las abundancias medias fueron mayores en los microcosmos sin lombrices e incluso en el caso de los oniquiúridos el análisis casi llega a ser estadísticamente significativo ($p = 0.063$) a un nivel de $p < 0.05$ (Tabla IV.2).

Grupo	Media sin lombrices	Media con lombrices	F de ANOVA o U de Mann-Whitney	Valor de p
Isotómidos	5.67	89.50	U = 4.000	0.024
Poduromorfos	3.50	2.33	F = 0.611	0.453
Oniquiúridos	6.00	1.50	U = 6.500	0.063
Entomóbridos	1.83	0.50	U = 16.000	0.674
Esmintúridos	0.67	0.17	U = 11.500	0.211
Gamásidos	3.33	3.83	U = 14.500	0.566
Acarídidos	5.67	0.67	U = 16.000	0.702
Actinédidos	8.33	4.00	F = 2.884	0.120
Tarsonémidos	4.67	1.50	U = 30.000	0.134
Oribátidos inferiores	19.67	29.00	U = 11.000	0.261
Oribátidos superiores gimnonóticos	8.83	2.17	U = 14.000	0.515
Oribátidos superiores poronóticos	5.50	2.83	U = 11.000	0.252
Otros artrópodos	8.17	4.00	F = 2.880	0.121

Tabla IV.2 Abundancias medias de cada grupo de microartrópodos con y sin lombrices y resultado de los ANOVA o del análisis de U de Mann-Whitney según el caso. En rojo valores de $p < 0.05$.

IV.3.B. Distribución horizontal

a) Identificación y distribución de la fauna edáfica de El Molar

a.1) LOMBRICES DE TIERRA

Las lombrices de tierra que se encontraron en la parcela de El Molar fueron las siguientes.

Familia Hormogastridae

Hormogaster elisae Álvarez, 1977

Familia Lumbricidae

Allolobophora rosea bimastoides (Cognetti, 1901)

Allolobophora caliginosa trapezoides (Dugès, 1828)

Octodrilus complanatus (Dugès, 1828)

Familia Acanthodrilidae

Microscolex dubius (Fletcher, 1887)

Microscolex phosphoreus (Dugès, 1837)

Allolobophora caliginosa trapezoides es un taxón muy complejo desde el punto de vista taxonómico, algunos autores prefieren nominarla como *Aporrectodea trapezoides* o *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Hernández, 2005). Hasta que no exista un amplio consenso sobre el tema se ha preferido considerar a este taxón como una especie o subespecie del género *Allolobophora*. Ecológicamente también es muy variable, en El Molar esta especie se comporta más como endogea, aunque por su morfología pertenecería a la categoría de las anécicas.

Lo mismo ocurre con la denominación de *Allolobophora rosea bimastoides*. Algunos autores la nominan como *Aporrectodea rosea* aunque en este trabajo se ha preferido considerar la primera acepción.

Se encontraron por tanto, seis especies de lombrices de tierra, cuatro endógenas: *H. elisae*, *A. rosea*, *M. dubius* y *M. phosphoreus* y dos anécicas: *O. complanatus* y *A. caliginosa*.

En la Tabla IV.3 puede verse el número de individuos de cada especie de lombriz en cada cuadrícula o punto de muestreo y en la Tabla IV.4 se muestran los valores de las medias, desviaciones estándar, varianzas y coeficientes de dispersión para las tres especies más abundantes en la parcela de El Molar. La Figura IV.4 muestra la representación gráfica de la distribución de esas tres especies.

H. elisae es la especie de lombriz más abundante y con una distribución más amplia, ocupando sobre todo la zona central y superior derecha de la parcela aunque también está presente en la zona inferior izquierda al otro lado de la parte alta del arroyo. *A. rosea* se concentra en la zona superior izquierda y *A. caliginosa* en la zona inferior derecha, cercana a la parte baja del arroyo.

Las tres especies muestran una distribución agregada tal y como indican los valores del coeficiente de dispersión (Tabla IV.4). Para las tres especies los coeficientes son mayores a 1: $\sigma^2/\bar{x} > 1$, es decir, se dan varianzas muy altas y por tanto mucha variabilidad en las abundancias ya que en algunas cuadrículas el número de individuos es alto y en otras bajo (Huflejt y Karwowski, 1993).

La presencia de las otras tres especies de lombrices fue puntual y sus abundancias muy bajas, por lo que no se han representado en los mapas, ni se han calculado índices de dispersión para estas especies.

Punto de muestreo	<i>H. elisae</i>	<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>M. dubius</i>	<i>M. phosphoreus</i>	<i>O. complanatus</i>	Lombrices totales
1	11	0	0	0	0	0	11
2	0	0	0	0	0	0	0
3	3	0	0	0	0	0	3
4	2	0	0	0	0	0	2
5	1	0	0	0	0	0	1
6	0	0	21	0	0	0	21
7	0	0	6	0	0	0	6
8	13	0	0	0	0	0	13
9	5	3	3	0	0	0	11
10	15	0	0	0	0	0	15
11	2	0	0	0	0	0	2
12	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	1	0	0	0	1
15	3	0	0	0	0	0	3
16	3	0	0	0	0	0	3
17	10	0	0	0	0	0	10
18	35	3	0	0	0	0	38
19	0	0	1	0	0	0	1
20	0	0	1	0	0	0	1
21	0	0	4	0	0	0	4
22	7	0	0	0	0	0	7
23	12	0	0	0	0	0	12
24	20	0	0	0	0	0	20
25	2	0	0	0	0	0	2
26	0	0	1	0	0	0	1
27	0	0	0	0	0	0	0
28	0	0	2	0	0	0	2
29	4	0	0	0	0	0	4
30	0	0	0	0	0	0	0
31	3	0	0	0	0	0	3
32	8	0	0	0	0	0	8
33	0	0	5	0	0	0	5
34	0	0	0	2	2	0	4
35	7	0	0	0	0	0	7
36	1	0	0	0	0	0	1
37	2	0	0	0	0	0	2
38	0	12	0	0	0	15	27
39	0	4	0	0	0	0	4
40	0	0	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0	0	0
42	11	0	0	0	0	0	11
TOTAL	180	22	45	2	2	15	266
PRESENCIA	23	4	10	1	1	1	35

Tabla IV.3. Valores de abundancia de cada especie de lombriz en cada punto de muestreo.

Especie	Media ($\bar{\chi}$)	Desviación estándar (σ)	Varianza (σ^2)	Coefficiente de dispersión ($\sigma^2/\bar{\chi}$)
<i>H. elisae</i>	4.29	6.97	48.58	11.32
<i>A. caliginosa</i>	0.52	2.02	4.08	7.84
<i>A. rosea</i>	1.07	3.45	11.90	11.12

Tabla IV.4. Valores de la media ($\bar{\chi}$), desviación estándar (σ), varianza (σ^2), y coeficiente de dispersión ($\sigma^2/\bar{\chi}$) de las abundancias de las especies de lombrices más abundantes en el muestreo realizado en El Molar.

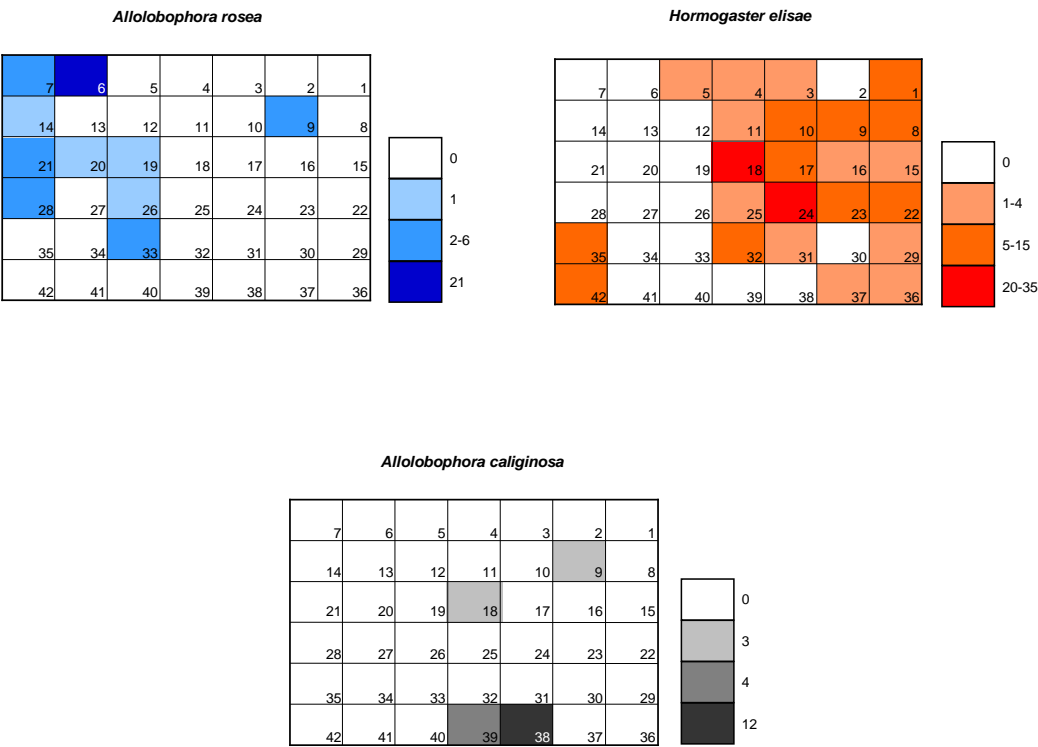


Figura IV.4. Abundancia y distribución de *H. elisae*, *A. rosea* y *A. caliginosa* en El Molar durante la primavera de 2002.

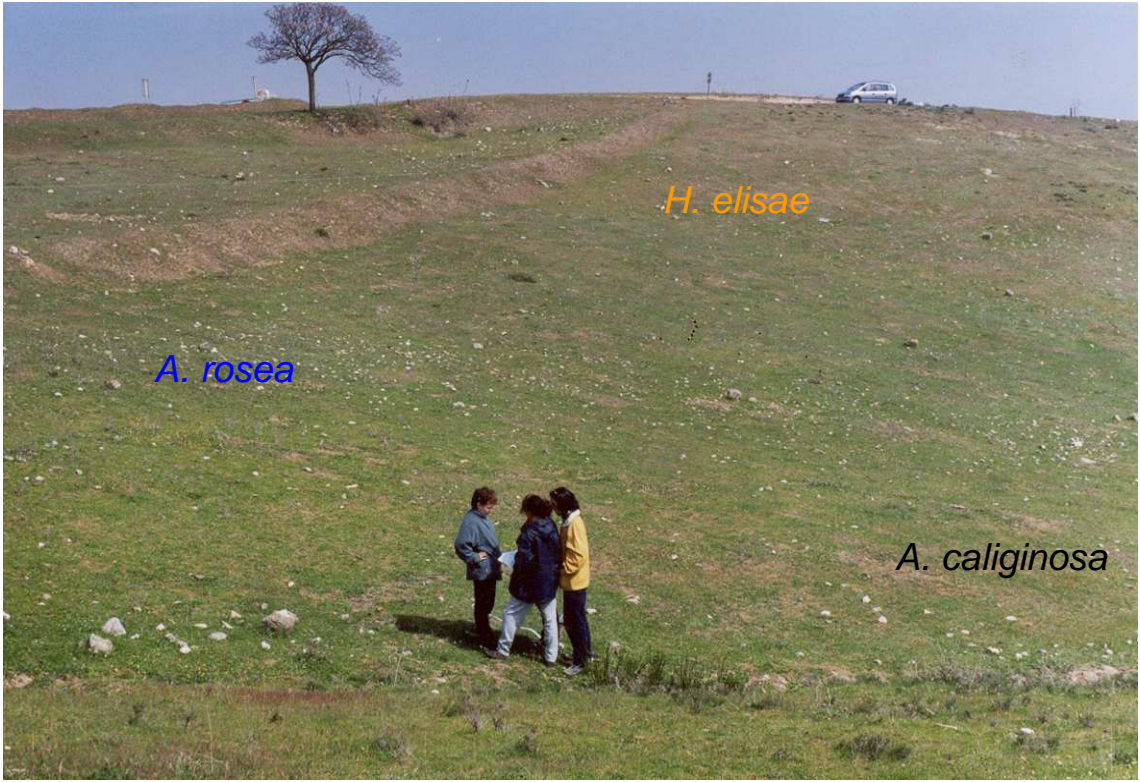


Figura IV.5. Parcela de El Molar y situación aproximada de cada especie de lombriz.

a.2) MICROARTRÓPODOS

Los microartrópodos que se consiguieron identificar pertenecen a los siguientes taxones.

COLLEMBOLA

Orden Poduromorpha

Familia Neanuridae

Subfamilia Pseudachorutinae

Género *Pseudachorutella*

P. asigillata (Börner, 1901)

Familia Onychiuridae

Subfamilia Tullbergiinae

Género *Stenaphorurella*

S. quadrispina (Börner, 1901)

Género *Tullbergia* Lubbock, 1876

Género *Paratullbergia* Womersley, 1930

Orden Entomobryomorpha

Familia Isotomidae

Género *Cryptopygus* Willem, 1901

C. thermophilus (*Isotomina thermophila*) (Axelson, 1900)

Género *Folsomides* Stach, 1922

Género *Proisotma* Börner, 1901

Familia Entomobryidae

Género *Lepidocyrtus* Bourlet, 1839

Orden Symphypleona

Familia Sminthuridae

ACARI

Suborden Gamasida:

Cohorte Gamasina

Familia Rhodacaridae

Género *Rhodacarus* Oudemans, 1902

Familia Pachylaelapidae

Género *Pachylaelaps* Berlese 1886

Familia Eviphidae

Género *Eviphis* Berlese, 1913

Familia Zerconidae Canestrini, 1891

Cohorte Uropodina
Familia Uropodidae Kramer, 1881

Suborden Acaridida

Familia Acaridae
Género *Acarus*

Suborden Actinedida

Subcohorta Heterostigmata

Familia Penthatodidae
Familia Penthaleidae
Familia Caeculidae
Familia Tarsonemidae
Familia Bdellidae
Familia Camerobiidae

Cohorte Parasitengona

Familia Erythraeidae
Familia Trombiidae

Suborden Oribatida

Macropilina (oribátidos inferiores)

Familia Lohmanniidae
Género *Cryptacarus*
C. promecus Grandjean, 1950
Familia Cosmochthoniidae
Género *Phyllozetes*
P. emmae (Berlese, 1910)
Familia Haplochthoniidae
Género *Haplochthonius*
H. sanctaluciae Grandjean, 1947
Familia Epilohmanniidae
Género *Epilohmannia*
E. (cylindrica) cylindrica Berlese, 1904

Brachipilina (oribátidos superiores)Grupo Poronota

Superfamilia Licneremaeoidea

Familia Passalozetidae

Género *Passalozetes* Grandjean, 1932Género *Bipassalozetes**B. reticulatus* (Mihelčič, 1957)*B. variatepictus* (Mihelčič, 1956)

Familia Scutoverticidae

Género *Scutovertex**S. granulatus* Mihelčič, 1957

Superfamilia Galumnatoidea

Familia Galumnatidae

Género *Galumna**G. gibbula* Grandjean, 1956Género *Pilogalumna**P. alliferum* (Oudemans, 1919)

Superfamilia Phenopelopoidea

Familia Phenopelopidae

Género *Peluptulus**P. reticulatus* Mihelčič, 1957

Superfamilia Ceratozetoidea

Familia Mycobatidae

Género *Minunthozetes**M. reticulatus* Pérez-Íñigo, 1969*M. quadriareatus* Mínguez, Subías y Ruiz, 1986

Familia Ceratozetidae

Género *Iugoribates**I. cornutus* Mínguez, 1981Género *Ceratozetes**C. armatus* Mihelčič, 1956

Superfamilia Oripodoidea

Familia Oribatulidae

Género *Zygoribatula**Z. cognata* (Oudemans, 1902)

Familia Haplozetidae

Género *Haplozetes**H. sinuatus* Pérez-Íñigo Jr., 1990

Familia Scheloribatidae

Género *Scheloribates**S. labyrinthicus* Jeleva, 1962

Familia Hemileiidae

Género *Hemileius**H. robustus* Pérez-Íñigo, 1969

Grupo Gymnonota

Superfamilia Gymnodamaeidea

Familia Gymnodamaeidae

Género *Jacotella*

J. glabra (Mihelčič, 1957)

Superfamilia Microzetoidea

Familia Microzetidae

Género *Berlesezetes*

B. mirus Mihelčič, 1956

Superfamilia Carabodoidea

Familia Tectocepheidae

Género *Tectocepheus*

T. sarekensis Trägårdh, 1910

Superfamilia Oppioidea

Familia Oppiidae

Subfamilia Antilloppiinae

Género *Jobbopia*

J. dichosa (Ruiz, Mínguez y Subías, 1988)

Subfamilia Medioppiinae

Género *Discoppia*

D. (Cylindroppia) cylindrica (Pérez-Íñigo, 1965)

Género *Medioppia*

M. media (Mihelčič, 1956)

Subfamilia Oppiellinae

Género *Lauroppia*

Lauroppia sp Subías y Mínguez, 1986

L. similifallax Subías y Mínguez, 1986

L. baetica Arillo y Subías, 1996

Subfamilia Multioppiinae

Género *Javieroppia*

J. cervus Mínguez y Subías, 1986

Género *Multioppia*

M. (Multioppia) neglecta Pérez-Íñigo, 1969

Género *Ramusella*

Ramusella sp Hammer, 1962

R. (Ramusella) sengbushi Hammer, 1968

En lo referente a los colémbolos se identificaron 9 géneros pertenecientes a 5 familias distintas.

Entre los ácaros se encontraron representantes de los cuatro subórdenes edáficos principales. Se identificaron 5 familias del suborden gamásidos, 1 familia del suborden acarídidos, 8 familias del suborden actinédidos y 27 géneros del suborden oribátidos pertenecientes a 18 familias distintas. El suborden de los acarídidos no es muy común en suelos, por lo que tiene poca diversidad y abundancia en las muestras. En cambio el suborden de los oribátidos fue el más abundante y diverso. De las 18 familias de oribátidos encontradas, 4 eran de oribátidos inferiores (Macropilina) y 14 de oribátidos superiores (Brachipilina) y, de estos últimos, 10 familias pertenecían al grupo de los poronóticos (del que se encontraron representantes de casi todas las superfamilias ibéricas) y 4 al grupo de los gimnonóticos, siendo la familia Oppiidae la más numerosa.

En las Tablas IV.5 y IV.6 puede verse la abundancia de cada grupo de microartrópodos en cada punto de muestreo y en la Tabla IV.7, la media, desviación estándar, varianza y coeficiente de dispersión. Teniendo en cuenta las escalas representadas a la derecha de cada gráfica y las medias de abundancia de la Tabla IV.7, puede apreciarse que los colémbolos poduromorfos son los más abundantes en la zona, seguidos por las familias isotómidos, onychiuridos y esmintúridos, que es la familia menos abundante. La familia de los entomóbridos se encontró en pocos puntos por lo que no se ha representado en los mapas.

Entre los ácaros el suborden más abundante fue el de los oribátidos, seguido de actinédidos, gamásidos y acarídidos que, tal y como suele ocurrir habitualmente en el suelo, es el menos abundante.

Punto de muestreo	Isotómidos	Poduromorfos	Oniquiúridos	Entomóbridos	Esmintúridos
1	230	249	1	0	0
2	166	365	6	12	4
3	49	5	0	0	0
4	33	5	3	1	0
5	477	2433	0	3	3
6	83	14	4	0	0
7	324	460	2	1	2
8	187	337	0	2	0
9	73	376	3	1	0
10	77	173	0	0	0
11	36	351	0	0	0
12	120	1712	0	0	1
13	279	907	38	0	0
14	97	79	3	2	1
15	14	58	4	0	1
16	206	204	3	1	1
17	27	53	3	0	0
18	639	44	1	0	2
19	77	3	0	0	0
20	21	5	1	0	1
21	52	36	6	0	0
22	20	172	32	0	2
23	135	134	39	1	3
24	177	151	10	2	2
25	21	9	1	0	1
26	78	627	4	0	1
27	166	7	8	0	7
28	19	2	0	0	0
29	167	400	8	0	3
30	524	132	11	3	5
31	301	8	11	0	0
32	65	2	0	0	1
33	180	20	10	0	1
34	126	47	6	3	0
35	46	117	0	0	4
36	132	109	6	0	1
37	574	2249	2	1	4
38	22	64	2	2	0
39	174	268	9	80	8
40	41	37	11	1	2
41	6	278	5	0	0
42	114	208	5	1	0
TOTAL	6355	12910	258	117	61
PRESENCIA	42	42	32	17	24

Tabla IV.5. Abundancia de los grupos principales de colémbolos en cada punto de muestreo.

Punto de muestreo	Gamásidos	Acarídidos	Actinédidos	Oribátidos	Orib. Inf.	Orib. Sup. Gimn.	Orib. Sup. Por.	Otros artrópodos
1	19	1	31	45	2	1	42	17
2	15	11	48	74	3	0	71	60
3	22	2	6	25	16	0	9	1
4	14	22	6	3	0	0	3	1
5	33	28	24	47	0	10	37	67
6	18	11	22	32	1	10	21	9
7	21	7	18	86	0	11	75	39
8	24	3	7	40	1	0	39	4
9	16	2	13	23	0	1	22	9
10	21	3	34	39	0	0	39	6
11	37	1	4	22	2	13	7	2
12	23	0	7	47	39	1	7	4
13	6	2	7	62	0	3	59	6
14	6	0	12	19	1	2	16	7
15	20	0	8	5	0	0	5	2
16	13	0	10	48	0	0	48	6
17	11	0	5	7	2	0	5	2
18	29	12	19	53	14	3	36	7
19	11	0	7	19	1	0	18	3
20	37	4	13	16	2	0	14	10
21	8	1	13	18	1	5	12	7
22	25	29	6	22	0	5	17	8
23	24	3	94	14	0	0	14	10
24	46	4	29	61	0	9	52	9
25	6	2	5	26	15	5	6	3
26	25	0	36	36	12	1	23	19
27	33	1	109	122	43	25	54	5
28	13	0	5	5	1	0	4	4
29	10	2	8	50	0	0	50	3
30	56	7	50	63	2	0	61	16
31	11	1	6	16	0	5	11	4
32	8	0	15	22	16	1	5	1
33	14	0	18	13	0	1	12	6
34	13	17	31	12	0	4	8	5
35	5	1	9	17	3	13	1	14
36	18	1	15	26	0	3	22	15
37	20	4	24	89	0	4	85	28
38	10	0	4	12	2	3	6	6
39	74	1	38	23	0	2	21	14
40	4	13	7	14	0	5	9	2
41	7	0	33	79	0	72	7	6
42	4	1	9	5	0	2	3	4
TOTAL	830	197	865	1457	179	220	1056	451
PRESENCIA	42	30	42	42	21	28	42	42

Tabla IV.6. Abundancia de los grupos principales de ácaros y de otros artrópodos en cada punto de muestreo. **Orib. Inf.:** oribátidos inferiores; **Orib. Sup. Gimn.:** oribátidos superiores gimnonóticos; **Orib. Sup.Por.:** oribátidos superiores poronóticos.

Grupo	Media ($\bar{\chi}$)	Desviación estándar (σ)	Varianza (σ^2)	Coefficiente de dispersión ($\sigma^2/\bar{\chi}$)
Colémbolos totales	469.07	645.24	416334.66	887.57
Isotómidos	151.31	155.87	24295.45	160.56
Poduromorfos	307.38	552.21	304935.88	992.04
Oniquiúridos	6.14	9.21	84.82	13.81
Entomóbridos	2.78	12.37	153.01	55.04
Esmintúridos	1.45	1.94	3.76	2.59
Ácaros totales	79.73	50.48	2548.23	31.96
Gamásidos	19.76	14.38	206.78	10.46
Acarídidos	4.69	7.38	54.46	11.61
Actinédidos	20.59	22.13	489.73	23.78
Oribátidos	34.69	26.92	724.68	20.89
Oribátidos inferiores	4.26	9.54	91.01	21.36
Oribátidos superiores gimnonóticos	5.23	11.69	136.65	26.12
Oribátidos superiores poronóticos	25.14	22.65	513.02	20.40
Otros artrópodos	10.73	14.07	197.96	18.44

Tabla IV.7. Valores de la media ($\bar{\chi}$), desviación estándar (σ), varianza (σ^2), y coeficiente de dispersión ($\sigma^2/\bar{\chi}$) de las abundancias de cada grupo de microartrópodos del muestreo en El Molar en 400 g de suelo.

Tanto colémbolos como ácaros presentan distribuciones agregadas, ya que el coeficiente de dispersión (Tabla IV.7) en todos los casos es mayor a uno, al igual que ocurría con las lombrices.

Las Figuras IV.6, IV.7 y IV.8 muestran la representación gráfica de la distribución de los microartrópodos y otros grupos en la parcela estudiada. La distribución varía según el grupo, pero gráficamente puede apreciarse que hay dos zonas con abundancias muy altas para casi todos los grupos de colémbolos, una la zona superior izquierda de la parcela y otra la zona inferior derecha. Los esmintúridos son el único grupo que rompe ese patrón, siendo más abundantes en la zona inferior izquierda de la parcela.

La presencia de estas dos zonas también se aprecia para ácaros gamásidos y acarídidos, mientras que los actinédidos muestran una distribución más dispersa. Los oribátidos superiores poronóticos también muestran esos dos picos, aunque su abundancia también es alta en la zona superior derecha, donde se encuentra *H. elisae*,

mientras que los oribátidos superiores gimnonóticos muestran la tendencia opuesta, sus abundancias más altas se dan en la zona inferior izquierda, cerca del arroyo. Los oribátidos inferiores muestran tendencia a concentrarse en las zonas central y superior izquierda.

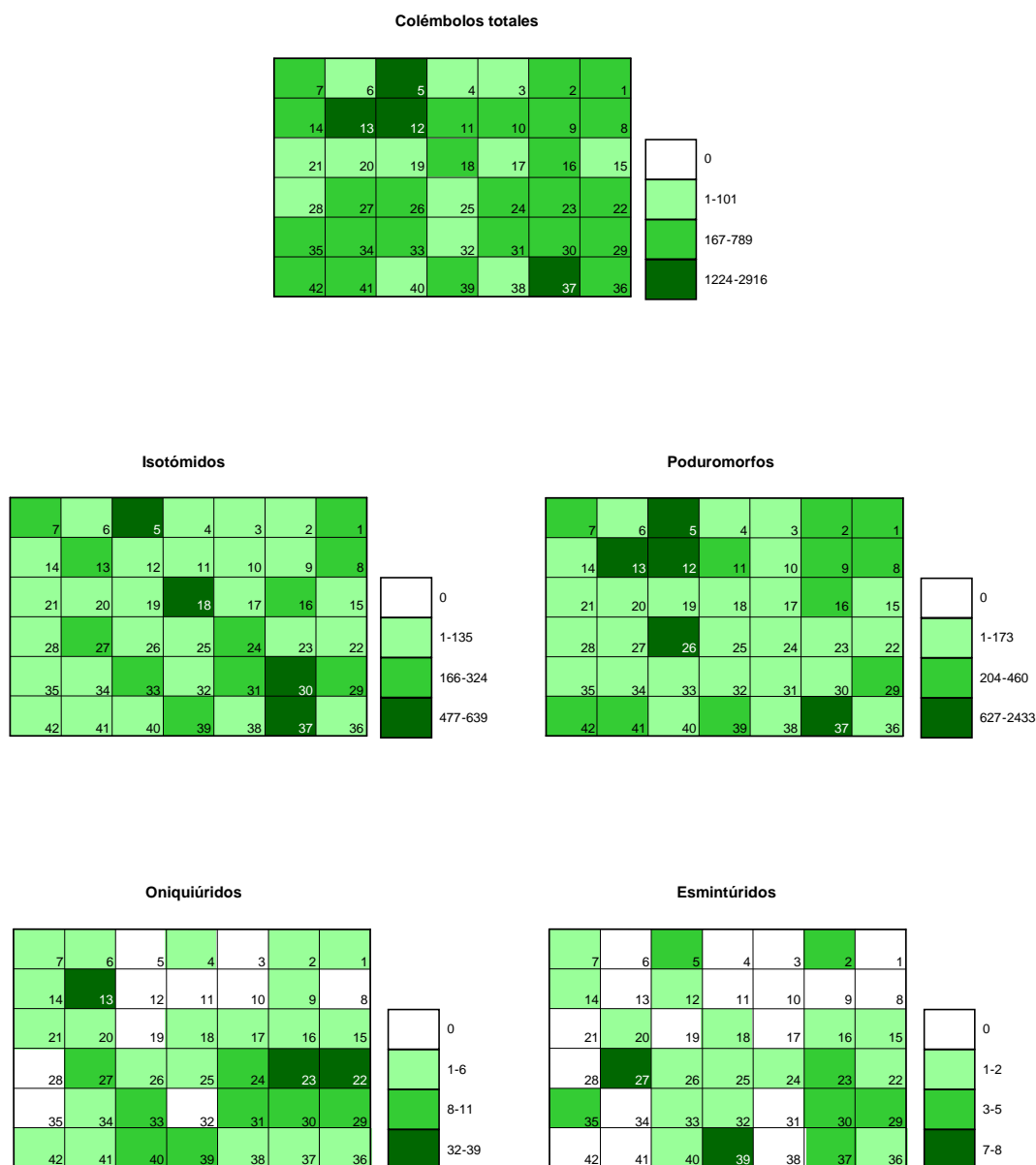


Figura IV. 6. Representación de la distribución de los distintos grupos de colémbolos en El Molar obtenidos a partir de los datos de abundancia en cada punto del muestreo.

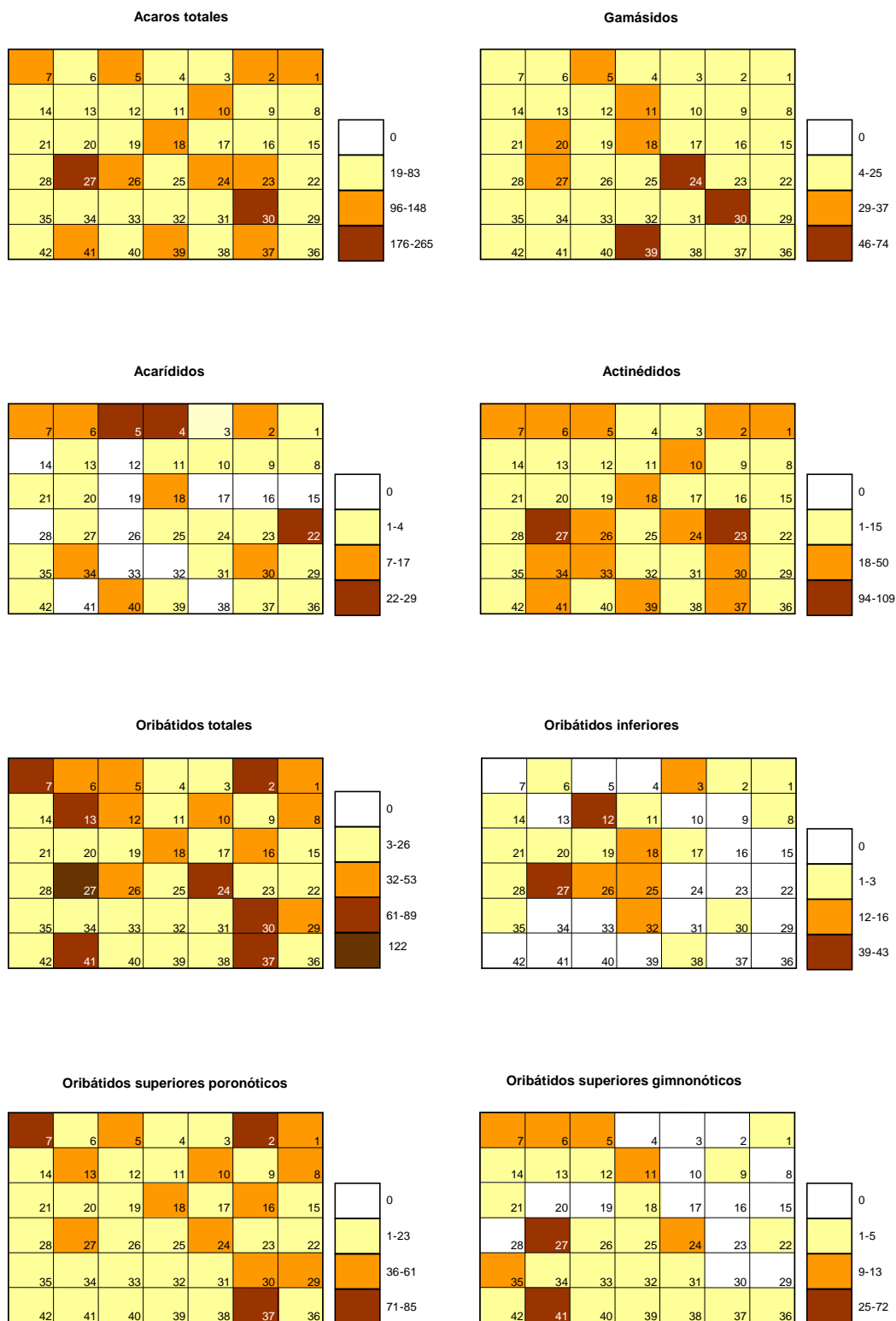


Figura IV. 7. Representación de la distribución de los distintos grupos de ácaros en El Molar obtenidos a partir de los datos de abundancia en cada punto del muestreo.

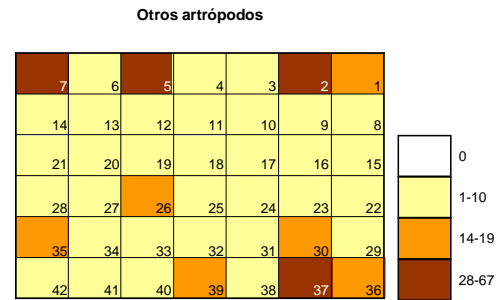


Figura IV.8. Representacion de la distribución otros artrópodos en El Molar obtenidos a partir de los datos de abundancia en cada punto del muestreo.

El resto de grupos de artrópodos encontrados presentaron máximos de abundancia en toda la zona superior y en la zona inferior derecha de la parcela, tal y como puede verse en la Figura IV.8.

En la Figura IV.9 se representa gráficamente la composición de la comunidad de microartrópodos y la proporción de cada grupo en cada punto de muestreo. Puede verse que en casi todos los puntos los colémbolos isotómidos y poduromorfos y los ácaros gamásidos y oribátidos son los grupos más abundantes.

El Molar (Madrid)

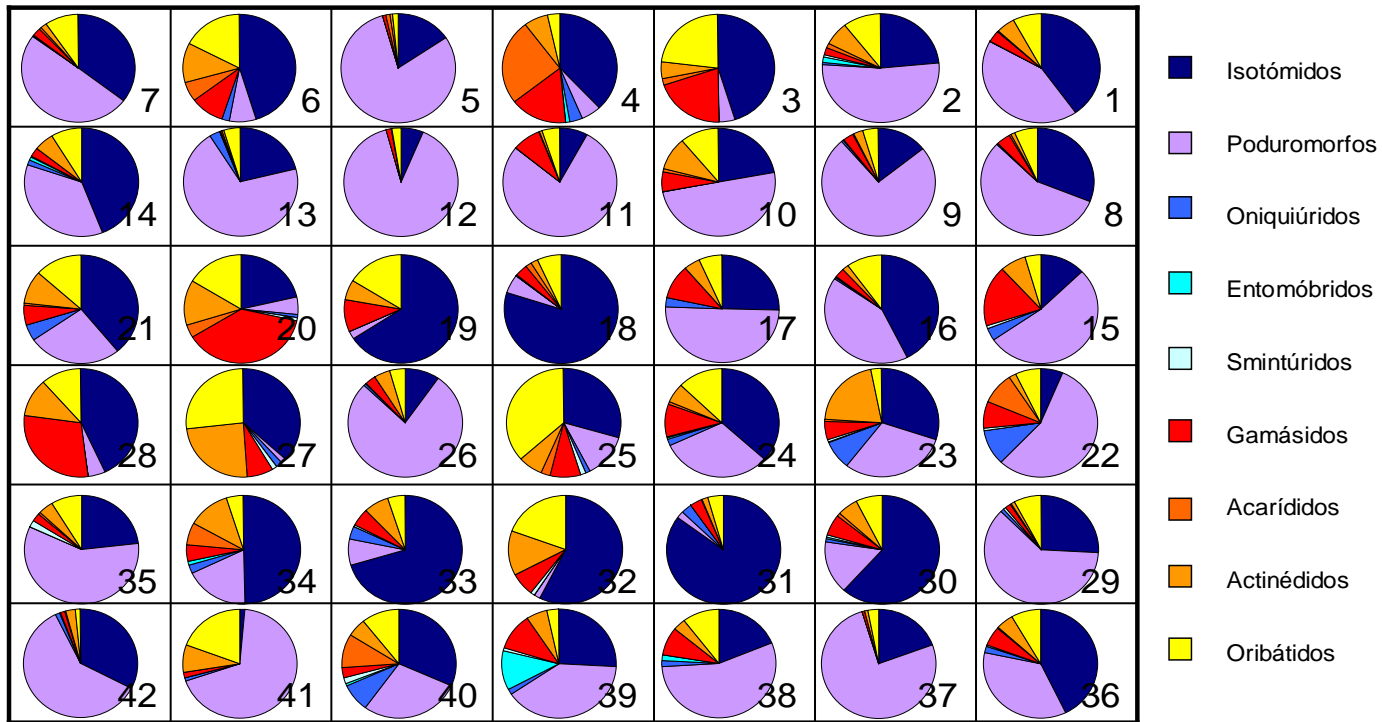


Figura IV.9. Composición de las poblaciones de microartrópodos edáficos en El Molar para cada punto del muestreo.

b) Relaciones entre los distintos grupos de fauna edáfica de El Molar

b.1) ANÁLISIS NO PARAMÉTRICOS

Debido a que las variables de abundancia de las lombrices no presentan una distribución normal y a la ausencia de las especies en varias de las cuadrículas del muestreo, se optó por categorizar dichas variables. Se consideraron las siguientes categorías: tres para *H. elisae*: ausencia, baja abundancia (1-9 ejemplares) y alta abundancia (10-23 ejemplares) y dos para *A. rosea*, *A. caliginosa* y para el total de lombrices: ausencia y presencia. Usando dichas variables como factor o variable independiente y las abundancias de microartrópodos como variables dependientes, se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis o de U de Mann-Whitney, puesto que las variables de microartrópodos tampoco resultaron tener distribuciones normales.

En las Tablas IV.8 y IV.9 puede verse el resultado de dichos análisis para cada especie de lombriz por separado. En ningún caso se obtuvieron valores de p estadísticamente significativos. Sin embargo, las medias de algunos grupos son mayores en ausencia que en presencia de lombrices. Así, los entomóbridos, y oribátidos son más abundantes en ausencia de *H. elisae*, los colémbolos totales, poduromorfos, oniquiúridos, acarídidos, actinédidos, todos los oribátidos y otros artrópodos son más abundantes en ausencia de *A. caliginosa*, y todos los grupos de microartrópodos son más abundantes en ausencia de *A. rosea*. No obstante, estas diferencias en ningún caso fueron estadísticamente significativas, lo que en principio podría hacer pensar que la presencia o ausencia de cada una de las especies de lombrices, y la alta o baja abundancia de *H. elisae* no condicionaría la abundancia de microartrópodos en la parcela de El Molar.

<i>H. elisae</i> (Kruskal-Wallis)					
GRUPOS	Media ausencia	Media baja abundancia	Media alta abundancia	Chi-cuadrado	p
Colémbolos totales	414.79	587.53	375.88	0.899	0.638
Isotómidos	134.47	147.60	198.25	1.973	0.373
Poduromorfos	266.47	433.20	168.63	0.521	0.771
Oniquiúridos	6.63	4.87	7.38	1.994	0.369
Entomóbridos	5.47	0.47	0.75	1.112	0.574
Esmintúridos	1.74	1.40	0.88	0.904	0.636
Ácaros totales	89.42	63.53	87.13	2.019	0.364
Gamásidos	20.74	17.20	22.25	1.055	0.590
Acarídidos	3.95	6.33	3.38	0.922	0.631
Actinédidos	25.16	10.60	28.50	5.339	0.069
Oribátidos totales	39.58	29.40	33.00	0.173	0.917
Oribátidos inferiores	5.68	3.47	2.38	1.024	0.599
Oribátidos superiores gimnonóticos	7.63	4.00	1.88	1.898	0.387
Oribátidos superiores poronóticos	26.21	21.87	28.75	1.188	0.552
Otros artrópodos	12.00	10.93	7.38	1.799	0.407

Tabla IV.8. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos y prueba de Kruskal-Wallis entre cuadrículas con ausencia, baja abundancia (1-9 ejemplares) y alta abundancia (10-23 ejemplares) de *H. elisae*.

GRUPOS	<i>A. caliginosa</i> (U de Mann-Whitney)				<i>A. rosea</i> (U de Mann-Whitney)			
	Media ausencia	Media presencia	U de Mann-Whitney	p	Media ausencia	Media presencia	U de Mann-Whitney	p
Colémbolos totales	471.92	442.00	55.0	0.368	532.25	266.90	118.5	0.220
Isotómidos	143.34	227.00	67.0	0.700	167.22	100.40	131.0	0.392
Poduromorfos	319.95	188.00	65.0	0.637	352.75	162.20	116.5	0.199
Oniquiúridos	6.39	3.75	72.5	0.880	7.03	3.30	137.5	0.503
Entomóbridos	0.89	20.75	42.0	0.099	3.53	0.40	130.5	0.324
Esmintúridos	1.34	2.50	70.0	0.787	1.72	0.60	117.5	0.187
Ácaros totales	79.47	82.25	73.0	0.898	85.34	61.80	120.0	0.237
Gamásidos	18.45	32.25	53.5	0.335	20.66	16.90	149.0	0.745
Acarídidos	4.79	3.75	74.5	0.948	5.38	2.50	118.5	0.212
Actinédidos	20.82	18.50	72.5	0.881	22.13	15.70	154.0	0.859
Oribátidos	35.42	27.75	71.5	0.847	37.19	26.70	124.0	0.287
Oribátidos inferiores	4.29	4.00	72.5	0.872	5.00	1.90	153.0	0.825
Oribátidos superiores gimnonóticos	5.55	2.25	71.5	0.844	5.91	3.10	148.5	0.729
Oribátidos superiores poronóticos	25.55	21.25	73.5	0.915	26.22	21.70	152.5	0.825
Otros artrópodos	10.92	9.00	54.0	0.344	10.56	11.30	115.0	0.182

Tabla IV.9. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos y pruebas de U de Mann-Whitney entre cuadrículas con presencia y ausencia de *A. caliginosa* y *A. rosea*.

La Tabla IV.10 muestra el resultado del análisis de U de Mann-Whitney utilizando la presencia o ausencia de lombrices totales como factor independiente. Puede apreciarse también que casi todos los microartrópodos presentan abundancias mayores en ausencia que en presencia de las lombrices totales. En este caso, además, sí se detectaron diferencias estadísticamente significativas para tres de los grupos de microartrópodos: colémbolos de la familia oniquiúridos, ácaros totales y ácaros oribátidos. Para estos tres grupos las abundancias son significativamente mayores en las cuadrículas sin lombrices que en las cuadrículas con lombrices.

Lombrices totales (U de Mann-Whitney)				
GRUPOS	Media ausencia	Media presencia	U de Mann-Whitney	p
Colémbolos totales	693.43	424.20	76.0	0.117
Isotómidos	186.00	144.37	107.0	0.601
Poduromorfos	491.14	270.63	87.0	0.231
Oniquiúridos	11.29	5.11	62.0	0.039
Entomóbridos	2.29	2.89	111.5	0.674
Esmintúridos	2.71	1.20	80.5	0.136
Ácaros totales	128.57	69.97	56.0	0.025
Gamásidos	20.57	19.60	113.0	0.748
Acarídidos	4.86	4.66	112.0	0.718
Actinédidos	37.29	17.26	81.0	0.161
Oribátidos	65.86	28.46	41.0	0.006
Oribátidos inferiores	12.43	2.63	92.0	0.270
Oribátidos superiores gimnonóticos	15.14	3.26	100.0	0.438
Oribátidos superiores poronóticos	38.29	22.51	82.5	0.177
Otros artrópodos	14.14	10.06	120.0	0.933

Tabla IV.10. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos y prueba de U de Mann-Whitney entre cuadrículas con presencia y ausencia de lombrices totales. Valores de p significativos en rojo.

b.2) ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

En el análisis de componentes principales que se realizó en este estudio se utilizaron 23 variables: 16 grupos de microartrópodos, 6 especies de lombrices y la variable lombrices totales. La intención de este análisis era reducir el número de variables, ya que resulta confuso trabajar con todas a la hora de interpretar resultados, y así detectar también tendencias entre dichas variables. Es decir, se trata de obtener un número pequeño de combinaciones lineales de todas las variables que expliquen la mayor varianza posible de los datos originales.

Se extrajeron 9 componentes o nuevas variables que, como se muestra en la Tabla IV.11 y en la Figura IV.10, presentaban autovalores mayores a 1 y que juntos explicaban un 87.361% de la varianza de los datos originales. Sin embargo, puede verse que el eje I es el que acumula el mayor porcentaje de varianza (23.73%) y en el que se produce el salto de pendiente más brusco (Figura IV.10).

Componente	Autovalor	Porcentaje de varianza	Porcentaje de varianza acumulada
I	5.4589	23.735	23.735
II	2.6361	11.462	35.196
III	2.4825	10.793	45.990
IV	2.1993	9.563	55.552
V	1.9341	8.409	63.962
VI	1.8034	7.841	71.803
VII	1.3738	5.973	77.776
VIII	1.1101	4.827	82.603
IX	1.0993	4.758	87.361

Tabla IV.11. Componentes con autovalores mayores a 1, porcentaje de la varianza y porcentaje de la varianza acumulada de las nuevas variables originadas en el análisis de componentes principales.

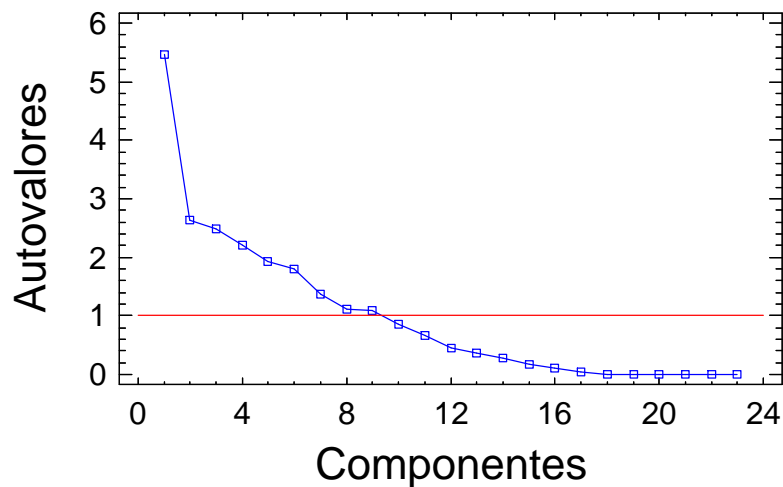


Figura IV.10. Representación gráfica de los autovalores de cada nueva variable generada en el análisis de componentes principales. La línea roja representa el límite por encima del cual los autovalores son mayores a 1.

Las coordenadas de las antiguas variables y de cada punto de muestreo sobre los dos primeros nuevos ejes o factores pueden verse en la Tabla IV.12. En las Figuras IV.11 y IV.12 se representan dichos valores gráficamente sobre los ejes I y II.

Se observa que en la parte positiva del eje I, que es el que acumula mayor varianza, se sitúan las variables lombrices totales, *A. rosea*, *A. caliginosa*, *O. complanatus*, *M. dubius* y *M. phosphoreus*, es decir, todas las especies de lombrices excepto *H. elisae* que, aunque se sitúa en la parte negativa de eje I, lo hace muy próxima al origen. Todos los grupos de microartrópodos, en cambio, poseen valores negativos para este eje I. El análisis, por tanto, es capaz de discernir entre los grupos de microartrópodos y los de lombrices.

El eje II está definido positivamente por algunas especies de lombrices como *H. elisae*, *A. caliginosa*, *O. complanatus* y lombrices totales, y negativamente (aunque con valores muy cercanos a cero) por *A. rosea*, *M. dubius* y *M. phosphoreus*. Por lo que respecta a los microartrópodos, el eje II está definido en su parte positiva sobre todo por

isotómidos, poduromorfos, entomóbridos, gamásidos, acarídidos, oribátidos superiores poronóticos y otros artrópodos, y en la negativa por ácaros totales, actinédidos, oribátidos totales, oribátidos inferiores y oribátidos superiores gimnonóticos (incluida la familia Opiidae). Este segundo eje, permite distinguir por tanto, entre dos grupos de microartrópodos y dos grupos de lombrices de tierra.

Variable	EJE I	EJE II
<i>H. elisae</i>	-0.006	0.26
<i>A. caliginosa</i>	0.06	0.32
<i>A. rosea</i>	0.03	-0.02
<i>O. complanatus</i>	0.09	0.24
<i>M. dubius</i>	0.05	-0.09
<i>M. phosphoreus</i>	0.05	-0.09
Lombrices totales	0.05	0.35
Colémbolos totales	-0.29	0.14
Isotómidos	-0.30	0.24
Poduromorfos	-0.25	0.09
Oniquiúridos	-0.06	-0.02
Entomóbridos	-0.10	0.12
Esmintúridos	-0.31	0.02
Ácaros totales	-0.38	-0.09
Gamásidos	-0.23	0.14
Acarídidos	-0.10	0.08
Actinédidos	-0.25	-0.15
Oribátidos	-0.35	-0.14
Oribátidos inferiores	-0.10	-0.14
Gimnonóticos	-0.08	-0.43
Opiidae	-0.08	-0.43
Poronóticos	-0.33	0.11
Otros artrópodos	-0.28	0.10

Punto de muestreo	EJE I	EJE II
1	-0.47	0.73
2	-3.62	0.15
3	1.61	-0.37
4	2.09	0.04
5	-5.48	1.48
6	0.99	-0.33
7	-3.01	-0.12
8	0.27	1.12
9	1.22	0.91
10	0.26	0.81
11	1.05	-0.94
12	-1.04	-0.37
13	-1.17	0.02
14	1.57	-0.40
15	2.13	-0.09
16	0.06	0.19
17	2.53	0.40
18	-1.58	3.79
19	1.94	-0.32
20	1.05	-0.17
21	1.87	-0.69
22	0.25	0.21
23	-1.05	0.20
24	-1.69	0.92
25	1.82	-0.98
26	-0.58	-0.38
27	-5.50	-3.89
28	2.57	-0.31
29	-0.34	0.08
30	-4.04	0.61
31	1.41	-0.07
32	1.75	-0.21
33	1.39	-0.08
34	1.69	-1.53
35	1.24	-0.80
36	0.68	-0.28
37	-5.58	1.45
38	3.49	4.09
39	-2.96	1.82
40	1.65	-0.70
41	-0.77	-6.51
42	2.25	0.53

Tabla IV.12. Coordenadas factoriales de los nuevos componentes o ejes en las variables originales y en cada punto de muestreo. En negro valores positivos, en rojo valores negativos.

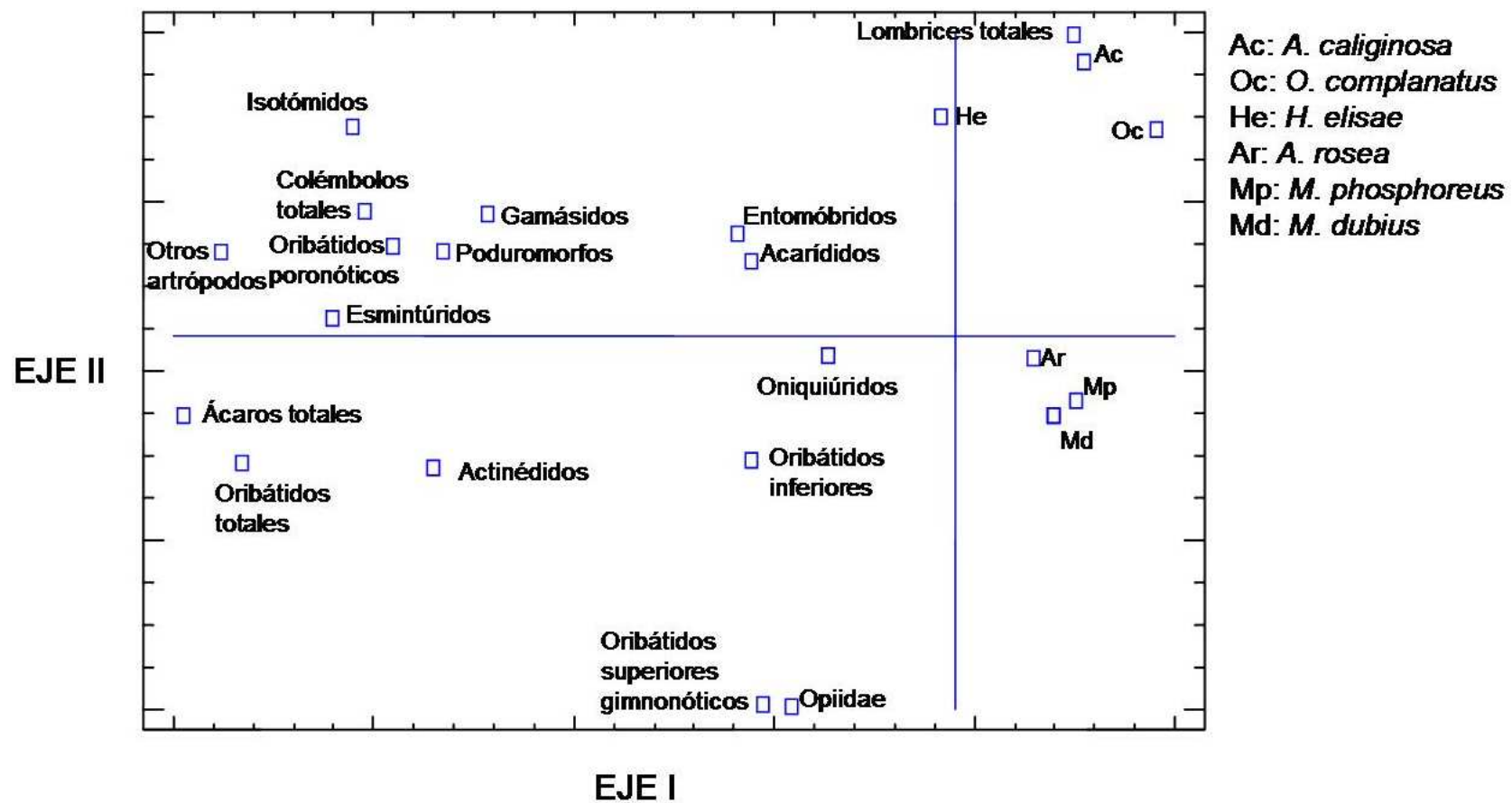


Figura IV.11. Representación gráfica de la proyección de los grupos edáficos sobre los dos primeros componentes o ejes.

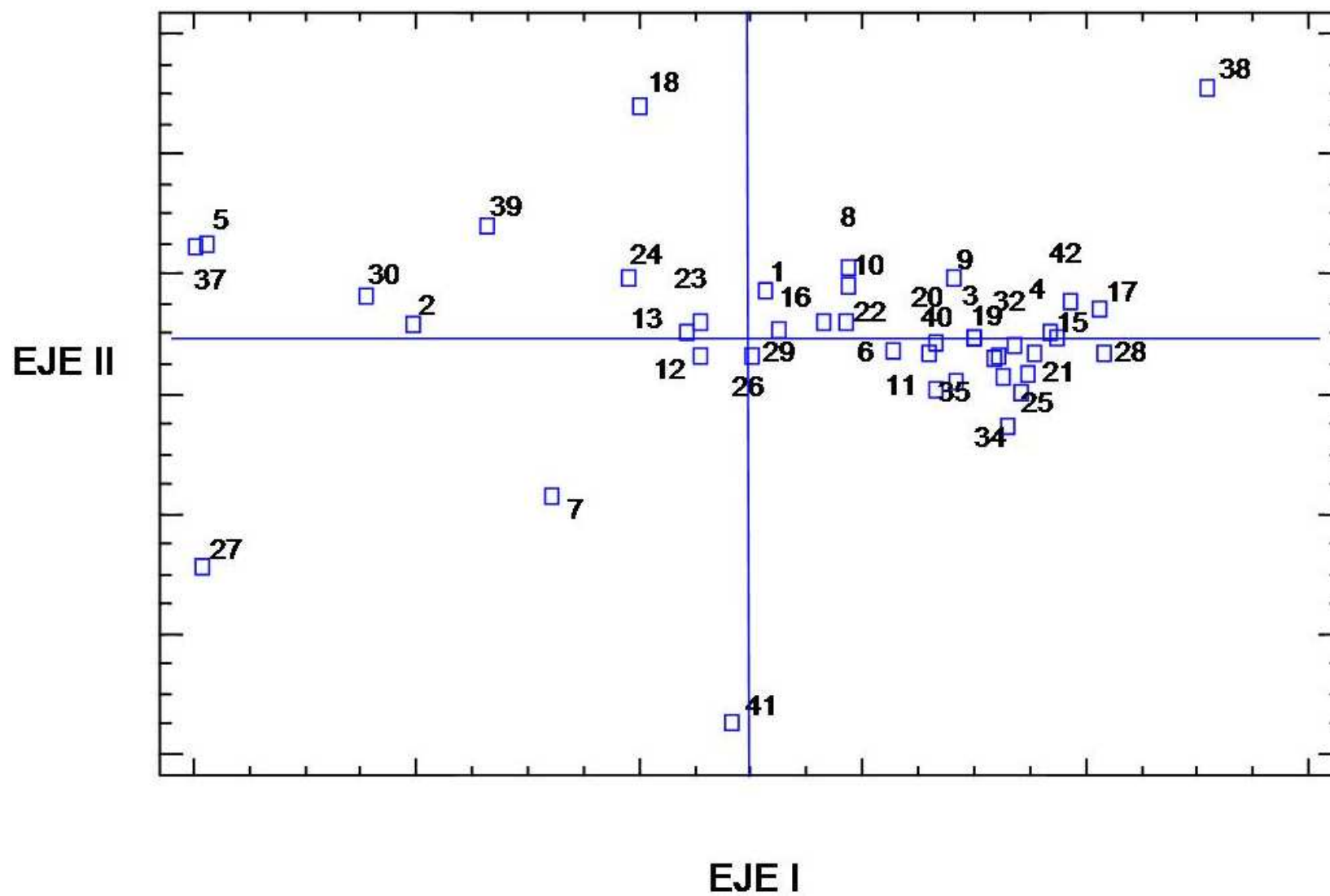


Figura IV.12. Representación gráfica de la proyección de los puntos o cuadrículas sobre los dos primeros componentes o ejes.

b.3) ANÁLISIS DE CLÚSTER

b.3.1) Análisis de clúster a partir de las variables originales de abundancia de microartrópodos

Este análisis de clúster se realizó a partir de las abundancias de los grupos más importantes de microartrópodos en cada punto de muestreo. Se llevó a cabo utilizando la distancia euclídea entre las observaciones y usando el método de Ward, algoritmo de tipo jerárquico (forma una estructura en forma de árbol) y aglomerativo (construye el árbol agrupando los casos uno a uno hasta llegar a un único grupo). Consiste en considerar la distancia entre los centroides de los grupos de puntos, de modo que se minimiza la variabilidad dentro de los grupos generando así grupos lo más homogéneos posible. El dendrograma obtenido en este análisis se representa en la Figura IV.13.

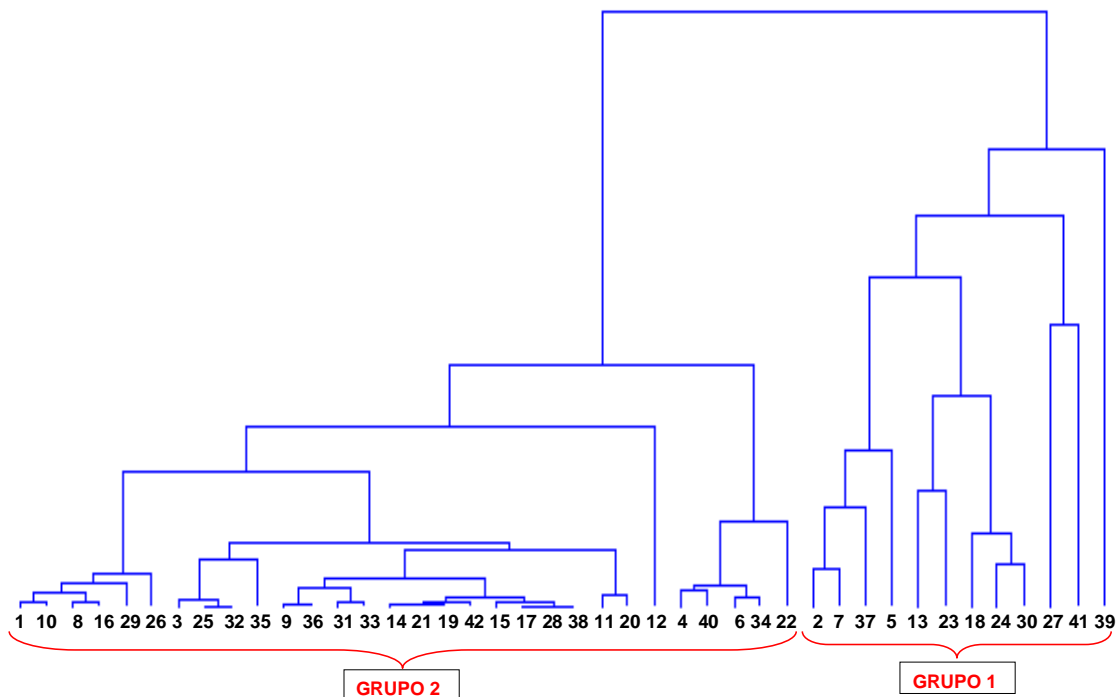


Figura IV.13. Dendrograma obtenido en el análisis de clúster realizado con las abundancias de microartrópodos en cada punto de muestreo utilizando la distancia euclídea y el método de Ward.

El número razonable de grupos que deben formarse en un clúster es difícil de determinar. Cuando la medida de distancia entre dos grupos es grande suele producirse un salto brusco en el proceso de agregación o combinación de puntos. Pero, además, la formación de esos grupos debe tener un sentido. En este caso se acabaron definiendo dos grupos con cierto sentido biológico. Uno de ellos (grupo 1) está formado por 12 puntos de muestreo y el otro (grupo 2) por 30.

Una vez determinada la solución conviene validar esos resultados. Una manera de hacerlo es realizar análisis que, esta vez, sí tienen relevancia estadística, como los análisis de comparación de medias. Por tanto, una vez definidos estos dos nuevos grupos, se calculó la media de abundancia de cada variable de microartrópodos en cada nuevo grupo, y se realizaron análisis de comparación de las medias obtenidas en ambos grupos. Al ser todas las variables no normales, se realizaron análisis de U de Mann-Whitney. Estos resultados se representan en la Tabla IV.13.

Variable	Grupo 1 (N=12)	Grupo 2 (N=30)	U	p
Colémbolos totales	945.25	278.60	54.00	0.000
Isotómidos	303.42	90.47	59.00	0.000
Poduromorfos	619.00	182.73	94.00	0.016
Oniquiúridos	10.92	4.23	109.00	0.049
Entomóbridos	8.58	0.47	101.00	0.027
Esmintúridos	3.33	0.70	57.00	0.000
Ácaros totales	142.50	54.63	5.50	0.000
Gamásidos	30.33	15.53	90.50	0.011
Acarídidos	6.67	3.90	103.00	0.032
Actinédidos	41.08	12.40	43.50	0.000
Oribátidos totales	64.42	22.80	35.50	0.000
Oribátidos inferiores	5.17	3.90	154.00	0.483
Oribátidos superiores gimnonóticos	11.58	2.70	121.50	0.104
Oribátidos superiores poronóticos	47.67	16.13	51.00	0.000
Otros artrópodos	22.25	6.13	63.50	0.001

Figura IV.13. Valores de abundancias medias en cada grupo del clúster y resultados de los análisis de U de Mann-Whitney. En rojo valores de $p < 0.05$.

Puede observarse que en el grupo 1, las medias de abundancia de la mayoría de los grupos de microartrópodos son significativamente mayores a las medias del grupo 2. El análisis de clúster, por tanto, está delimitando dos grupos de parcelas que vienen definidos, por una alta abundancia de microartrópodos (grupo 1) y por una baja abundancia de microartrópodos (grupo 2).

Con el fin de relacionar estos resultados con la presencia o ausencia de lombrices, se calculó también la media de lombrices totales en cada grupo, así como el número y el porcentaje de cuadrículas con presencia o ausencia de lombrices y se compararon con las pruebas U de Mann-Whitney y Chi-cuadrado respectivamente. Los resultados se representan en la Tabla IV.14.

Lombrices totales	Grupo 1 (N=12)	Grupo 2 (N=30)	U / Chi-cuadrado	p
Abundancia	6.92	6.10	U = 138.00	0.252
Presencia (%)	7 (58.33%)	28 (93.33%)	Chi-cuadrado 12.60	0.000
Ausencia (%)	5 (41.66%)	2 (6.66%)	Chi-cuadrado 1.28	0.257

Tabla IV.14. Media de abundancia de lombrices totales, así como número y porcentaje de cuadrículas con presencia y ausencia de lombrices en cada nuevo grupo delimitado en el clúster y resultados de los análisis de comparación de medias y de porcentajes. Valores en rojo para $p < 0.05$.

No se detectó ninguna diferencia significativa entre las medias de abundancia de lombrices totales en ambos grupos. Sin embargo, el número de cuadrículas con lombrices fue significativamente menor en el grupo 1, grupo que se caracterizaba por una mayor abundancia de microartrópodos. De hecho, de las 35 cuadrículas con lombrices, 7 pertenecen al grupo 1 y 28 al grupo 2.

Por otro lado, de las 7 cuadrículas sin lombrices existentes en la parcela, 5 de ellas se concentran en el grupo 1, y las otras 2 en el grupo 2, aunque esa diferencia no llegó a ser estadísticamente significativa en el test de Chi-cuadrado.

La distribución de los dos grupos de cuadrículas en la parcela de El Molar puede verse en la Figura IV.14.



Figura IV.14. Representación gráfica de las parcelas de El Molar pertenecientes al grupo 1 y al grupo 2 obtenidos en el análisis de clúster realizado con la abundancia de microartrópodos. Las cuadrículas con presencia de lombrices se representan con una figura marrón.

b.3.2) Análisis de clúster a partir de los componentes factoriales obtenidos en el análisis de componentes principales

Este clúster se realizó a partir de las coordenadas de los puntos de muestreo en las nuevas variables obtenidas en un análisis de componentes principales realizado con los grupos de microartrópodos.

El análisis de componentes principales se realizó con las variables de abundancia de los 18 grupos de microartrópodos. Los 6 primeros componentes o nuevas variables presentaban autovalores mayores a 1 y en total explicaban un 84.754% de la varianza de los datos originales, tal y como se muestra en la Tabla IV.15 y en la Figura IV.15.

Componente	Autovalor	Porcentaje de varianza	Porcentaje de varianza acumulada
I	6.431	35.728	35.728
II	2.618	14.549	50.277
III	8.160	12.003	62.280
IV	1.510	8.393	70.672
V	1.385	7.695	78.367
VI	1.149	6.387	84.754

Tabla IV.15. Componentes con autovalores mayores a 1, porcentaje de la varianza y porcentaje de la varianza acumulada de las nuevas variables originadas en el análisis de componentes principales.

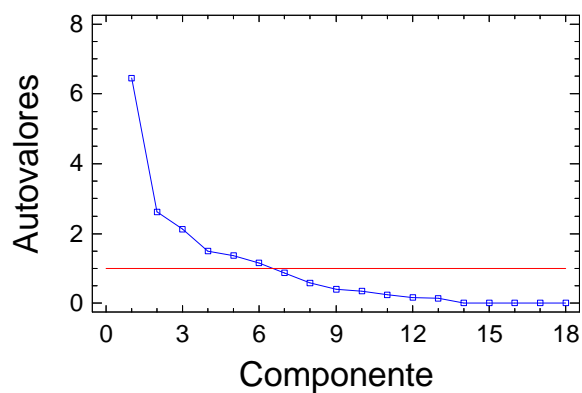


Figura IV.15. Representación gráfica de los autovalores de cada nueva variable generada en el análisis de componentes principales. La línea roja representa el límite por encima del cual los autovalores son mayores a 1.

El clúster se realizó a partir de las nuevas variables obtenidas en el análisis de componentes principales, mediante el método de Ward y a partir de la distancia euclídea. El dendrograma obtenido se representa en la Figura IV.16.

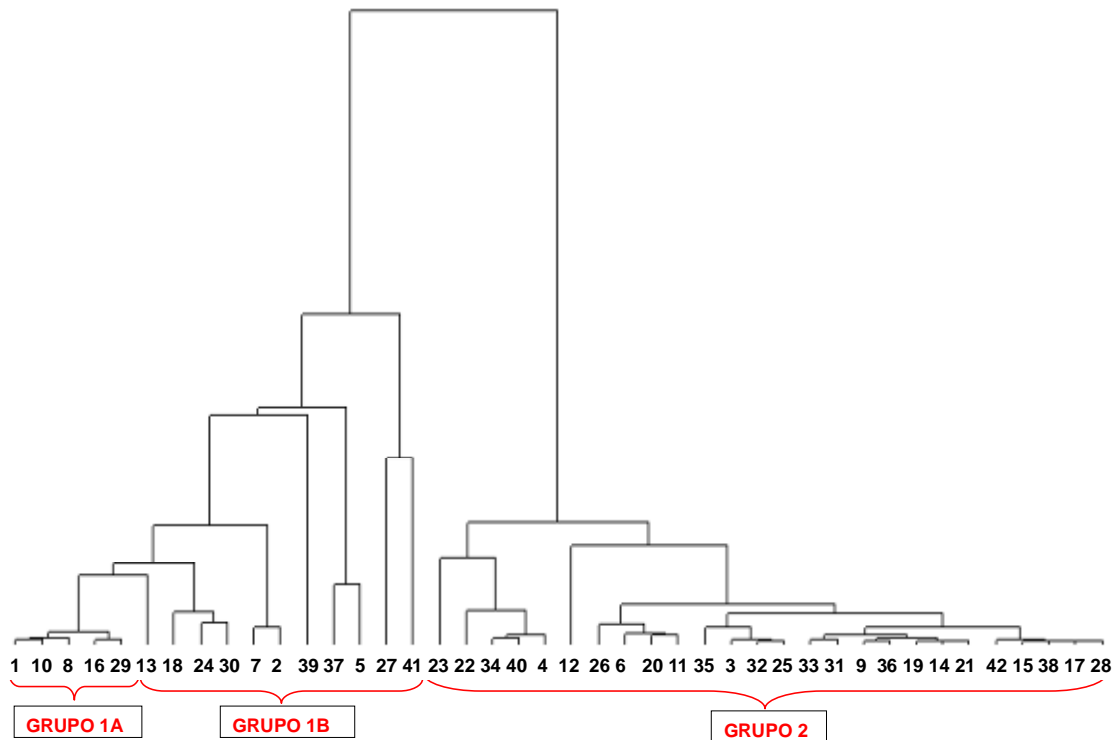


Figura IV.16. Dendrograma obtenido en el análisis de clúster realizado a partir de las coordenadas factoriales del análisis de componentes principales, mediante el método de Ward y a partir de la distancia euclídea.

En este tipo de clúster también se delimitan dos grupos. Uno agrupa 16 puntos (grupo 1, más heterogéneo) y el otro 26 (grupo 2, más homogéneo). Además, dentro del grupo 1 pueden distinguirse otros dos subgrupos, el subgrupo 1A, con 5 puntos y el subgrupo 1B, con 11, que prácticamente contiene todas las cuadrículas del grupo 1 que se formó en el primer clúster realizado con los datos originales.

Una vez delimitados estos nuevos grupos se calculó la media de abundancia de cada variable de microartrópodo en cada nuevo grupo, y se realizó un análisis de

comparación de medias para todos los grupos. En la Tabla IV.16 se representan estos resultados.

Variable	Grupo 1 (N=16)	Grupo 2 (N=26)	U	p	Subgrupo 1A (N=5)	Subgrupo 1B (N=11)	F / U	p
Colémbolos totales	830.00	246.96	47.00	0.000	449.80	1002.82	15.00	0.180
Isotómidos	273.31	76.23	50.50	0.000	173.40	318.73	2.33*	0.149
Poduromorfos	541.06	163.58	81.00	0.001	272.6	663.09	25.00	0.827
Oniquiúridos	6.50	5.92	189.00	0.620	2.40	8.36	13.00	0.115
Entomóbridos	6.56	0.46	140.50	0.048	0.60	9.27	17.50	0.267
Esmintúridos	2.56	0.77	119.00	0.015	0.80	3.36	10.50	0.052
Ácaros totales	123.94	52.54	29.50	0.000	81.60	143.18	2.00	0.002
Gamásidos	26.69	15.50	126.50	0.035	17.40	30.91	1.94*	0.185
Acarídidos	5.38	4.27	141.50	0.079	1.80	7.00	14.00	0.145
Actinédidos	30.56	14.46	82.50	0.001	18.00	36.27	15.50	0.180
Oribátidos totales	61.31	18.31	10.00	0.000	44.40	69.00	4.33*	0.056
Oribátidos inferiores	4.06	4.38	173.00	0.331	0.60	5.64	25.00	0.827
Oribátidos gimnonóticos	8.75	3.08	195.50	0.741	0.20	12.64	6.00	0.013
Oribátidos poronóticos	48.50	10.77	19.50	0.000	43.60	50.73	0.43*	0.522
Otros artrópodos	18.31	6.08	109.00	0.010	7.20	23.36	11.00	0.069

Figura IV.16. Valores de las medias de abundancia en cada grupo y subgrupo del clúster y resultados de los análisis de comparación de medias entre el grupo 1 y el 2 y entre los subgrupos 1A y 1B. En rojo valores de $p < 0.05$. El asterisco indica el estadístico F cuando se realizaron ANOVA.

En este análisis las medias de abundancia de la mayoría de los grupos de microartrópodos también fueron significativamente mayores en el grupo 1. Este otro análisis, por tanto, vuelve a delimitar otros dos grupos de cuadrículas también definidos por alta (grupo 1) y baja (grupo 2) abundancia de microartrópodos.

Respecto a los subgrupos, la diferencia entre las medias no llegó a ser estadísticamente significativa excepto para algún caso (ácaros totales y gimnonóticos), pero las medias del subgrupo 1B siempre fueron mayores que las del subgrupo 1A. Puede distinguirse, por tanto, un grupo con abundancias medias de microartrópodos, el subgrupo 1A, y un grupo con abundancias máximas, el subgrupo 1B.

También en estos nuevos grupos se calculó la media y el porcentaje de cuadrículas con presencia o ausencia de lombrices totales y se compararon estadísticamente (Tabla IV.17).

Lombrices totales	Grupo 1 (N=16)	Grupo 2 (N=26)	U / Chi-cuadrado	p	Grupo 1A (N=5)	Grupo 1B (N=11)	U / Chi-cuadrado	p
Abundancia	7.31	5.73	U = 198.00	0.795	9.20	6.45	U = 13.50	0.115
Presencia (%)	11 (68.75%)	24 (92.30%)	Chi-cuadrado 4.82	0.028	5 (100%)	6 (54.54%)	Chi-cuadrado 0.091	0.763
Ausencia (%)	5 (31.25%)	2 (7.69%)	Chi-cuadrado 1.28	0.257	0 (0%)	5 (45.45%)	--	--

Tabla IV.17. Media de abundancia de lombrices totales así como número y porcentaje de cuadrículas con presencia y ausencia de lombrices en cada nuevo grupo y subgrupo delimitado en el clúster y resultados de los análisis de comparación de medias y de porcentajes. Valores en rojo para $p < 0.05$.

No se observaron diferencias respecto a la abundancia media de lombrices totales, ni entre los grupos ni entre los subgrupos. Sin embargo, puede observarse que el grupo 1, caracterizado por una mayor abundancia de microartrópodos, presenta un porcentaje de cuadrículas sin lombrices significativamente mayor que el grupo 2, grupo caracterizado por la menor abundancia de microartrópodos. Entre los subgrupos 1A y 1B, también se observan diferencias claras respecto a la presencia de lombrices, aunque estas diferencias no llegan a ser estadísticamente significativas. El mayor porcentaje de cuadrículas sin lombrices se da en el subgrupo 1B, que es el que presenta las mayores abundancias de microartrópodos de todos los grupos, y que se corresponde con el grupo 1 del primer clúster realizado con los datos originales. De hecho, en este grupo 1B se concentran 5 de las 7 cuadrículas sin lombrices de la parcela.

La distribución de los dos grupos y los dos subgrupos de cuadrículas obtenidos en este segundo clúster se representan en la Figura IV.17.

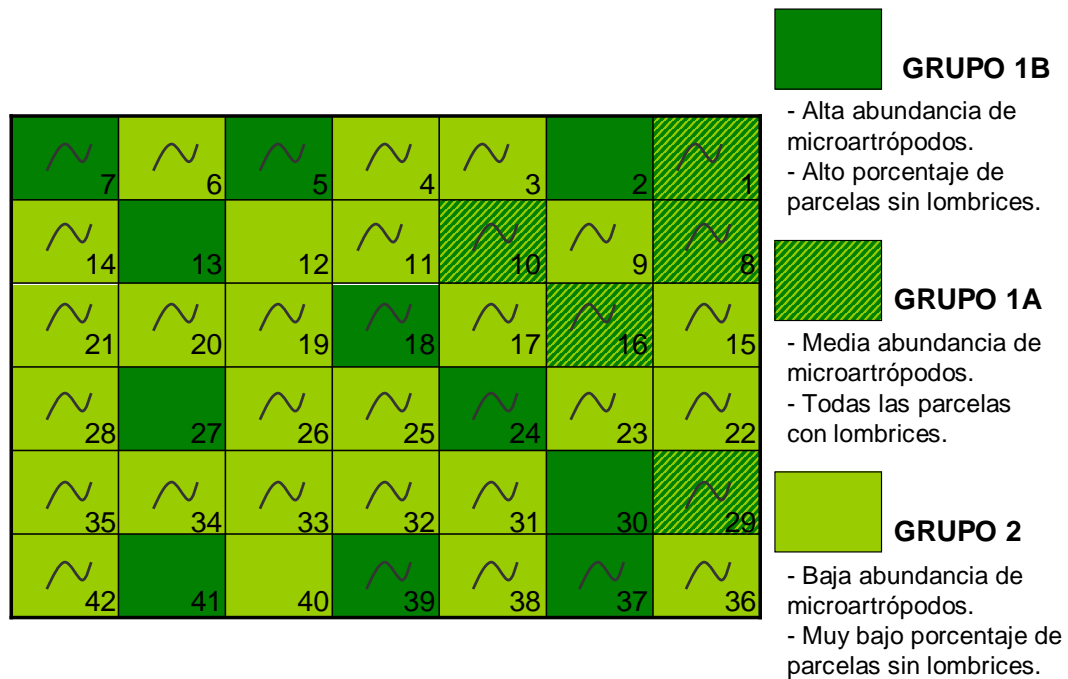


Figura IV.17. Representación gráfica de las parcelas de El Molar pertenecientes a los grupos y subgrupos obtenidos en el análisis de clúster realizado a partir de los pesos factoriales del análisis de componentes principales. Las parcelas con presencia de lombrices se representan con una figura marrón.

Como ha podido comprobarse, los dos tipos de clúster mostraron resultados similares. La correspondencia de las dos soluciones obtenidas entre los dos tipos de clúster permite confirmar en parte dichos resultados.

Así pues, con esta técnica, pudieron distinguirse dos grupos de cuadrículas. Un grupo se caracteriza por una mayor abundancia de microartrópodos y a su vez por un alto porcentaje de cuadrículas sin lombrices. El otro grupo presenta muy pocas cuadrículas sin lombrices y, sin embargo, las menores abundancias de microartrópodos. Por tanto, parece que las mayores abundancias de microartrópodos se dan en zonas sin presencia de lombrices, tal y como se había obtenido en los análisis no paramétricos del apartado b.1. Sin embargo, en este muestreo no se encontró ninguna relación negativa entre la abundancia de microartrópodos y la abundancia de lombrices.

Los grupos 1 y 2 definidos en el primer clúster estaban también definidos en el análisis de componentes principales, de modo que las cuadrículas del grupo 1 del clúster se encuentran situadas en los valores negativos del eje I, que es precisamente donde se sitúan también las variables de los microartrópodos. En cambio, el resto de cuadrículas, las del grupo 2 del cluster se sitúan en valores positivos del eje I, que iba caracterizado por las distintas especies de lombrices de tierra. Las cuadrículas del grupo 1A, obtenidas en el segundo clúster y que venían definidas por valores intermedios de microartrópodos, se sitúan cercanas al origen (Figura IV.18).

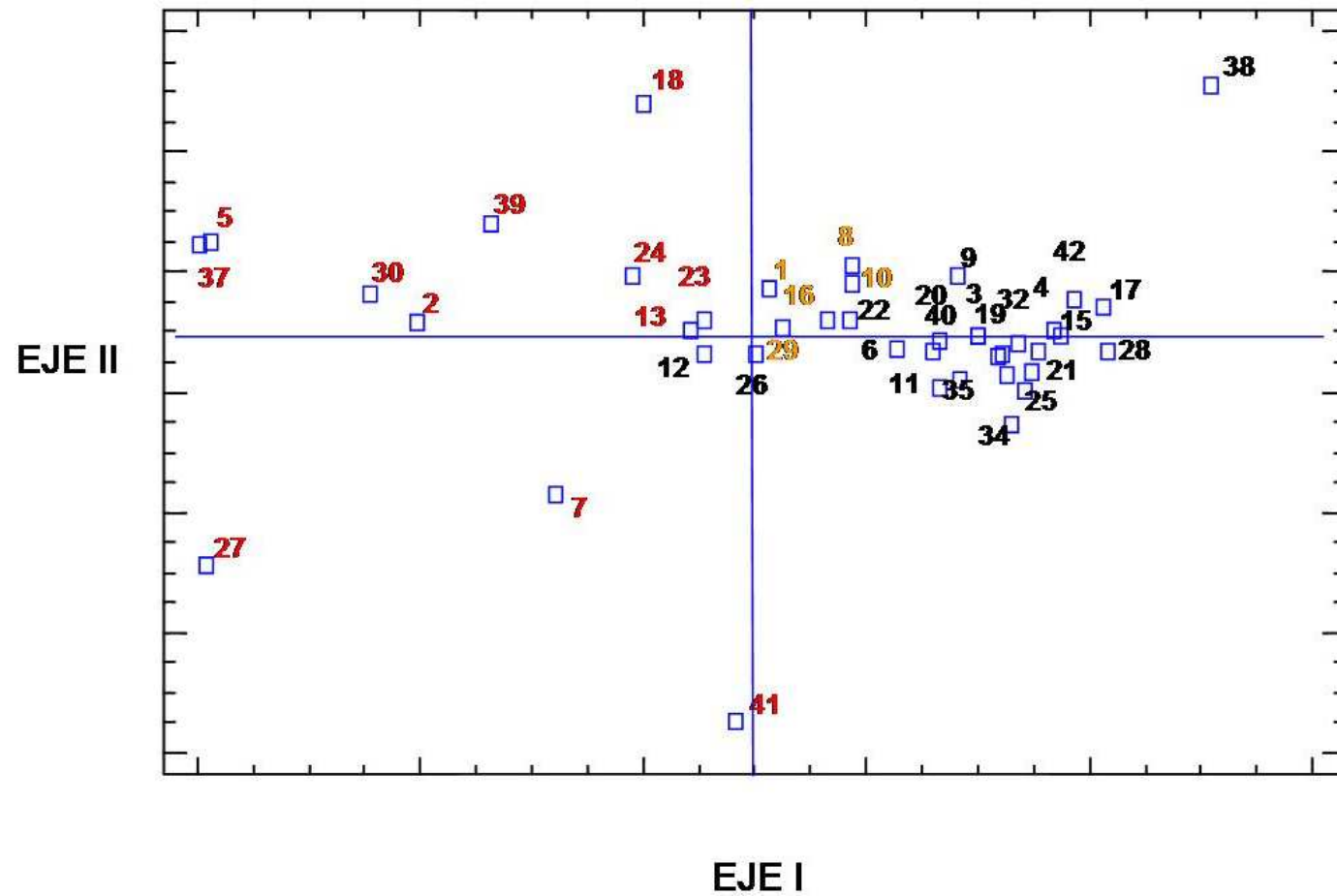


Figura IV.18. Representación gráfica de la proyección de las cuadrículas de los distintos grupos obtenidos en el cluster sobre los dos primeros componentes o ejes del análisis de componentes principales. En rojo cuadrículas del grupo 1, en negro cuadrículas del grupo 2, en naranja cuadrículas del grupo 1A obtenidas en el segundo cluster.

IV.4. Discusión

Experimento de campo

Los resultados obtenidos en el experimento de campo no mostraron diferencias significativas entre la abundancia de microartrópodos en presencia o ausencia de *H. elisae*. Sólo se encontraron resultados significativos para los colémbolos isotómidos, que, a diferencia de lo observado en otros de experimentos de laboratorio, fueron más abundantes en presencia de las lombrices. Numéricamente, este ha sido casi siempre el grupo más abundante entre los microartrópodos de El Molar y seguramente uno de los más determinantes en esta comunidad, por lo que no se puede quitar importancia a este resultado.

Sin embargo, la alta tasa de mortalidad de las lombrices durante el experimento pone en duda la fiabilidad de esta metodología, pues parece que las condiciones de los microcosmos no fueron las óptimas para las lombrices, lo que podría enmascarar sus auténticas relaciones con los microartrópodos. Sería interesante averiguar las causas de la mortalidad de las lombrices y diseñar otro tipo de microcosmos más adecuados para los objetivos perseguidos. Otros autores de nuestro equipo de investigación (Valle, Hernández, Ramajo, comunicaciones personales) también han realizado experimentos de campo en El Molar con *H. elisae*, utilizando distintos tipos de microcosmos. En casi todos los casos también se observó una elevada mortalidad de las lombrices, por lo que sigue siendo necesario una puesta a punto del método de cultivo de *H. elisae* en campo, que todavía no se ha conseguido por nuestro grupo.

Además, seguramente se produzca un efecto contagioso de la mortalidad de las lombrices, de modo que las condiciones debidas a la explosión microbiana que se produce al morir una de las lombrices de un microcosmos podrían afectar al resto de las

lombrices de ese microcosmos, provocando también su muerte. Esta explosión, en cambio, sí favorecería la presencia de microartrópodos, atraídos por la cantidad de microorganismos que se concentran alrededor de las lombrices muertas, lo que podría ser la causa de la alta abundancia de isotómidos en algunos de los microcosmos con lombrices.

Aún así, las medias de abundancia de la mayoría de los grupos (poduromorfos, oniquiúridos, entomóbridos, acarídidos, actinédidos, tarsonémidos, oribátidos gimnonóticos y poronóticos y otros artrópodos) fueron mayores en los microcosmos sin lombrices, aunque esas diferencias no llegaron a ser estadísticamente significativas.

Migge (2001) también encontró resultados contrarios en los experimentos de campo y en los de laboratorio. En campo no encontró ningún efecto significativo de las lombrices sobre los microartrópodos, aunque señala que algunos grupos tienden a disminuir en presencia de las lombrices. Según esta autora, esto indicaría una alta resistencia de los microartrópodos en estudios de campo, ya que sólo las observaciones a largo plazo muestran una ligera disminución de las abundancias de microartrópodos. La diferencia entre los resultados de los experimentos de campo y de laboratorio supondría que los cambios que se producen por la presencia de lombrices en condiciones naturales, son lentos y pueden durar décadas, aunque pueden acabar cambiando dramáticamente los procesos y la estructura del sistema edáfico.

En el caso de este experimento, no podemos asegurar que exista ningún efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos, ya que la alta mortalidad de las lombrices puede haber provocado resultados totalmente distintos a los que podrían darse sin esa mortalidad.

Distribución horizontal

Lo primero que se puede apreciar a partir de los mapas de distribución (Figuras IV.4 a IV.8) y de los índices de dispersión (Tablas IV.4 y IV.7), es que todos los grupos edáficos aquí estudiados presentan una distribución agregada. Wallwork (1976) ya señaló que la distribución de las poblaciones del suelo generalmente es agregada, lo que se debe a factores del suelo, a factores biológicos, o a una combinación de ambos. De los tres tipos básicos de distribución, uniforme, al azar y agregada, esta última es la más común en el suelo como resultado de la heterogeneidad ambiental, la cooperación social, el gregarismo y otros factores (Huflejt y Karwowski, 1993).

Por otro lado, la determinación del área o tamaño mínimo de las muestras y de las cuadrículas es importante y necesaria en un estudio de la distribución espacial de poblaciones que intente ser representativo, especialmente cuando las distribuciones son agregadas. Esta área mínima depende, sobre todo, de la talla de los organismos a estudiar. Sin embargo, en Zoología del Suelo no es fácil determinar cual es el tamaño o número de muestras representativas sin tener información previa (Huflejt y Karwowski, 1993). En este caso se encontró un problema adicional, ya que se utilizó la misma escala y el mismo número de cuadrículas tanto para lombrices de tierra como para microartrópodos, porque sería muy difícil realizar un muestreo más a fondo de microartrópodos en una parcela tan grande como la estudiada. Esto plantea dudas de que se tenga realmente una muestra representativa de cada zona de la parcela y, por tanto, de que se puedan extraer conclusiones claras. Incluso pequeñas partes de un territorio con diferentes características ambientales de vegetación y microclimáticas se caracterizan por distintas poblaciones edáficas (Migliorini *et al.* 2003). La distribución de algunas clases de nutrientes (materia orgánica, hongos, algas o polen) determina la estructura espacial de las comunidades de microartrópodos, probablemente a una escala muy local,

en tan sólo unos centímetros (Bocard *et al.*, 1992). No obstante, Niedbala y Rajski (1993) consideran que un número de 15 a 30 muestras tomadas más o menos al mismo tiempo constituye un número suficiente para muestrear microartrópodos y poder procesar los datos estadísticamente sin necesidad de realizar pruebas estadísticas especiales. En el caso del muestreo en El Molar, se utilizaron 42 puntos, por lo que en principio el tamaño muestral sería suficiente tanto para las lombrices como para los microartrópodos.

Con respecto a las abundancias de lombrices de tierra, se aprecia que la especie más abundante en la parcela de El Molar es *H. elisae*, seguida por *A. rosea* y *A. caliginosa*. Hernández *et al.* (2003), en estudios realizados en la misma parcela, señalan que *H. elisae* tiende a concentrarse principalmente en la zona superior derecha de la parcela, caracterizada por un mayor porcentaje de arenas gruesas y bajos porcentajes de materia orgánica y nitrógeno, mientras que *A. rosea* se ubica en los puntos con mayor porcentaje de arcillas y valores más altos de materia orgánica y nitrógeno, y está ausente en las zonas más arenosas. *A. caliginosa* es más abundante en zonas con alta porosidad y aireación.

En lo referente a los microartrópodos, éstos tienen una distribución algo más heterogénea. Se podrían definir dos tipos de distribución en El Molar a partir de la observación visual de los mapas de las Figuras IV.6 y IV.7. Por un lado aparece un conjunto de microartrópodos (colémbolos isotómidos, poduromorfos y oniquiúridos y ácaros acarídidos y oribátidos poronóticos) cuyos máximos de abundancia se dan en las cuadrículas de la zona superior izquierda e inferior derecha de la parcela. Otros grupos presentan sus mayores abundancias en la zona inferior derecha (ácaros gamásidos) o en la zona inferior izquierda (colémbolos esmintúridos y ácaros oribátidos gimnonóticos),

quizás debido a la humedad, pues se trata precisamente de las cuadrículas más próximas al arroyo.

En principio, sería bastante probable que la distribución de las especies edáficas de El Molar se deba en gran parte a las condiciones ambientales y a los factores físico-químicos del suelo. Sin embargo, aparte de estos factores, las relaciones interespecíficas como la competencia también pueden contribuir a explicar dicha distribución, ya sea por competencia dentro de los propios grupos de microartrópodos o entre ellos y las lombrices de tierra.

La observación de los mapas de las Figuras IV.6 y IV.7, permite apreciar que la distribución de algunos grupos de microartrópodos de El Molar, a pesar de ser bastante heterogénea, sigue un patrón común, encontrándose los máximos de abundancia de algunos de los grupos mayoritariamente en la zona superior izquierda y en la zona medio-inferior derecha. Curiosamente, esta distribución es la contraria a la que presenta *H. elisae*, pues casi todos los grupos de microartrópodos presentan abundancias más bajas en la zona donde vive esta especie.

Por otro lado, en los análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis y de U de Mann-Whitney, las abundancias de los grupos de microartrópodos no mostraron diferencias significativas entre las parcelas con presencia y ausencia de las tres especies más importantes de lombrices por separado, lo que en principio no permite demostrar la influencia de cada especie sobre la distribución de microartrópodos en El Molar. Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas para algunos grupos de microartrópodos entre las parcelas con presencia o ausencia de lombrices totales, siendo los microartrópodos más abundantes en las parcelas sin lombrices. Cabe la posibilidad de que, con los métodos usados en este muestreo, el efecto negativo de las lombrices no

se perciba para cada especie por separado pero sí para el conjunto de las especies totales.

Los análisis multivariantes pueden reforzar estos resultados. En el análisis de componentes principales realizado con todos los grupos presentes en El Molar, se observaron tendencias opuestas de lombrices y microartrópodos. Además, el análisis de clúster clasificó las parcelas en función de la abundancia de microartrópodos, distinguiendo dos grupos, uno con alta y otro con baja abundancia de microartrópodos que se correspondían con bajos y altos porcentajes de presencia de lombrices totales respectivamente. Esta correspondencia negativa entre la abundancia de microartrópodos y la presencia de lombrices (aunque no con la abundancia de lombrices) plantea la posibilidad de que también en condiciones naturales y con otras especies de lombrices pueda darse la relación negativa que se observó en los experimentos de laboratorio.

En este muestreo en campo, por tanto, se encontraron ciertas tendencias de comportamiento de los distintos grupos de microartrópodos respecto a las lombrices, aunque los resultados no están demasiado definidos. El problema de la escala del muestreo, comentado anteriormente, y el hecho de que los 42 puntos de muestreo quizá no sean observaciones suficientes pueden ser limitaciones importantes. Además, los análisis multivariantes utilizados, son útiles como técnicas de agrupamiento de datos, pero como se ha dicho con anterioridad, los diferentes métodos y medidas utilizados pueden afectar a los resultados y, por tanto, la solución final es algo subjetiva. Estos análisis pueden proporcionar resultados muy valiosos, pero es recomendable aplicar las técnicas varias veces y repetirlas con otros datos (Hair *et al.*, 1995). Hay que tener cautela, por tanto, a la hora de interpretar estos resultados. Sería interesante repetir el muestreo de forma más amplia para poder definir con mayor seguridad si

verdaderamente existe una influencia de las lombrices sobre los microartrópodos en la parcela de campo de El Molar.

Existe un amplio debate acerca de qué tipo de factores pueden influir en la distribución de los organismos edáficos. Bocard *et al.* (1992) afirman que la heterogeneidad ambiental que se observa en las comunidades generalmente tiene orígenes tanto ambientales como bióticos. Las variables ambientales (físico-químicas, climatológicas o geomorfológicas) a menudo se consideran los factores más importantes que determinan la distribución de animales y plantas, pero las relaciones entre los organismos, ya sean por competencia, depredación, o debidas a procesos como el crecimiento y la reproducción, también pueden ser factores básicos en la estructuración de las comunidades. En muchos casos, los procesos bióticos y abióticos pueden incluso superponerse en el espacio y el tiempo. Tenemos por tanto un efecto debido a la variación ambiental, un efecto debido a los procesos biológicos, un efecto ambiental compartido con el efecto biológico y una fracción de la variación no explicada ni por factores ambientales ni biológicos (Legendre, 1993).

En el caso de la parcela de El Molar el estudio realizado no ha permitido definir cuales son exactamente los procesos que provocan la distribución de sus poblaciones edáficas, es decir, no se puede precisar qué parte de dichas distribuciones son debidas a factores ambientales, a factores bióticos, a una combinación de ambos o incluso a otros factores no reconocidos. No obstante, ante los resultados obtenidos parece posible que los efectos bióticos (en concreto la presencia o ausencia de lombrices de tierra) puedan condicionar de alguna manera la distribución de las comunidades de microartrópodos en El Molar.

CAPÍTULO V



¿DEPREDACIÓN O COMPETENCIA?

V.1. Introducción

Como se ha comentado en los capítulos anteriores, varios autores han señalado relaciones negativas entre lombrices de tierra y algunos grupos de microartrópodos (McLean y Parkinson, 1998; Schew et al., 1999; Migge, 2001; Maraun et al., 2001). Esta relación negativa también se ha observado en el caso *H. elisae* y los microartrópodos de El Molar en algunos de los experimentos de laboratorio realizados en este trabajo.

Como se comentó en la introducción, existen diversos mecanismos que pueden desencadenar esta relación negativa. El efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos puede deberse a causas como competencia por el alimento, depredación, perturbaciones físico-químicas de los nichos donde viven ambos grupos, etc.

Una de las hipótesis que se ha manejado es que las lombrices de tierra depreden microartrópodos, ya que se han encontrado restos de cutícula de artrópodos en el tubo digestivo de algunas especies (Pearce, 1978). Los hábitos alimenticios de las lombrices de tierra pueden ser muy heterogéneos (Pearce, 1972) puesto que con el suelo que ingieren no toman exclusivamente materia orgánica muerta, sino también microorganismos y pedofauna. Wolter y Scheu (1999) afirman que existen evidencias de que las lombrices digieren bacterias (Flack y Hartenstein, 1984), hongos (Tiwari *et al.*, 1990), protozoos (Bonkowski y Schaefer, 1997; Pearce y Phillips, 1980), algas (Pearce, 1978) y nematodos (Dash *et al.*, 1980). Sin embargo, McLean y Parkinson (1998) señalan que el consumo activo o pasivo de microartrópodos no ha sido suficientemente demostrado y que no parece probable que sea el principal mecanismo que determine las relaciones entre ambos grupos. En todo caso, y de acuerdo con la

bibliografía, los microartrópodos no parecen ser una parte fundamental de la dieta de las lombrices de tierra.

La reducción de las poblaciones de microartrópodos en presencia de lombrices puede deberse a su ingestión, activa o pasiva, independientemente de que se produzca o no su digestión. Algunas especies de algunos grupos parecen ser más valoradas que otras por las lombrices desde un punto de vista nutricional (Brown, 1995). Cada especie de lombriz tiene su propia preferencia por determinados sustratos alimenticios (Dash *et al.*, 1986), existiendo una selección del alimento que varía según la especie. Los organismos que no son bien aceptados por las lombrices tendrán más posibilidad de sobrevivir al paso por su tubo digestivo, lo que explicaría la diferente capacidad de supervivencia cuando son ingeridos por las lombrices (Campos *et al.*, 2002). Algunos autores afirman que la presencia de muchos microorganismos, como hongos y bacterias, en el intestino de las lombrices puede ser transitoria y accidental, simplemente como resultado de su ingestión con el suelo que consumen pero que aparentemente no se produciría su digestión (Mendez *et al.*, 2003). De hecho, los supervivientes al paso por el tubo digestivo (muchas bacterias, hongos y protozoos) pueden incluso aprovecharse del efecto dispersión que provocan las lombrices (Doubé y Brown, 1998). Sin embargo, otros autores señalan que los microorganismos edáficos son digeridos y constituyen un recurso importante en la dieta de las lombrices (Edwards y Bohlen, 1996).

Por otro lado, la mayoría de las lombrices endogeas tienen complejos enzimáticos débiles y normalmente establecen relaciones de mutualismo con la microflora edáfica para digerir ciertos compuestos orgánicos (Lavelle *et al.*, 1983). Este hecho ha sido estudiado en *H. elisae*, que está provista de un sistema enzimático glicolítico amplio pero relativamente débil, por lo que probablemente utiliza enzimas digestivas procedentes de la microflora ingerida (Trigo *et al.*, 1999; Garvín *et al.*, 2000). Además,

una de las principales enzimas detectadas en el intestino de *H. elisae* por Garvín *et al.*, (1999) es la N-acetyl-glucosaminasa, capaz de atacar ciertos sustratos como la quitina, presente en las paredes celulares de hongos, raíces y en el exoesqueleto de los artrópodos. La presencia de estas enzimas puede proporcionar una idea de la alimentación de esta especie y vuelve a abrir la posibilidad de que sea capaz de digerir microartrópodos, al menos parcialmente.

Otra posible explicación de la relación negativa observada en algunos casos entre lombrices y microartrópodos podría consistir en competencia por algún tipo de recurso edáfico que sea utilizado por ambos grupos. De hecho, se sabe que la mayoría de las comunidades edáficas se concentran alrededor de “hot spots” o acúmulos de materia orgánica. Muchos estudios sugieren que la distribución de los artrópodos edáficos no es al azar, sino agregada, como consecuencia de la distribución de los recursos tróficos y de las condiciones ambientales físicas que pueden determinar su agregación en microhábitat favorables (Usher *et al*, 1982). Stanton (1979) afirma que un aumento de materia orgánica conlleva un aumento en la abundancia y la riqueza de especies de los microartrópodos y que ese aumento es más pronunciado en hábitat protegidos de condiciones climáticas extremas. De modo que no sería extraño que ambos grupos edáficos se concentraran en zonas comunes, favorables en recursos y establecieran por tanto relaciones de competencia. Además, la actividad de los microorganismos del suelo es mayor en las galerías de lombrices, lo cual podría condicionar la distribución de los colémbolos, pues dichos microorganismos son uno de sus principales recursos alimenticios (Wickenbrock y Heisler, 1997).

En la bibliografía existen indicios sobre la posible relación de competencia entre ambos grupos. Dunger (1991) afirma que, en algunos suelos cultivados, colémbolos y lombrices compiten por algunos recursos vegetales.

McLean y Parkinson (1998) sugieren que las lombrices, que consumen selectivamente hongos y detritos con microorganismos, pueden entrar en competencia con los microartrópodos micófagos y detritívoros. Si se produce competencia, al ser las lombrices de mayor tamaño que los microartrópodos, se esperaría una disminución de las abundancias de microartrópodos y hongos en los tratamientos con lombrices. También Migge (2001) encontró efectos negativos de las lombrices sobre los microartrópodos seguramente debidos a competencia, y señala que, al ser las lombrices más grandes y móviles, éstas serían el grupo competidor superior.

Scheu *et al.* (1999) observaron que las lombrices inhiben el desarrollo de los colémbolos en estudios de laboratorio y llegaron a la conclusión de que ambos grupos se alimentan selectivamente y compiten por los mismos recursos tróficos. Se sabe que las lombrices se alimentan selectivamente de bacterias y hongos (Brown, 1995), y que algunos oribátidos y colémbolos también se alimentan selectivamente de especies de hongos similares a las preferidas por las lombrices, así como de otra fauna detritívora (Maraun *et al.*, 1998). De hecho, hay evidencias de que las lombrices y muchos otros componentes de la fauna del suelo, particularmente ácaros y colémbolos, coinciden frecuentemente en la preferencia por hongos pigmentados oscuros (Parkinson y McLean, 1998; Maraun *et al.*, 2003 b).

Como puede verse, son muchos los autores que defienden la competencia trófica como explicación de la relación negativa que se puede producir entre estos dos grupos edáficos. No parece difícil, por lo tanto, que también pueda darse este tipo de relación en el caso de *H. elisae* y los microartrópodos de El Molar.

Los objetivos de este capítulo se centran, por tanto, en averiguar:

1. Si las relaciones interespecíficas negativas encontradas en algunos experimentos de laboratorio entre *H. elisae* y los microartrópodos de El Molar se deben a algún tipo de causa trófica.
2. Si dicha causa trófica puede consistir en una posible depredación de las lombrices sobre los microartrópodos.
3. Si esta causa trófica está relacionada con una posible competencia entre ambos grupos por el mismo recurso, y en ese caso, intentar conocer la naturaleza y el origen de dicho recurso.

Para abordar dichos objetivos se estudió el contenido del tubo digestivo y las heces de *H. elisae*, y se realizaron diversos tipos de experimentos basados en enriquecer el suelo con distintas fuentes de materia orgánica por las que, en principio, podrían competir las lombrices y los microartrópodos.

V.2. Material y métodos

V.2.A. Experimentos de depredación

Para intentar averiguar si *H. elisae* depreda sobre los microartrópodos se realizaron experimentos en los que se analizaron las heces frescas y el contenido del tubo digestivo de doce ejemplares de *H. elisae*.

Se utilizaron microcosmos herméticos de plástico de 12 cm de diámetro y 6 cm de altura, que se rellenaron con 400 gramos de suelo natural de El Molar (que contenía sus comunidades naturales de microartrópodos) llevado al 20% de humedad. En cada microcosmos se introdujo una lombriz de 2 o 3 gramos de peso y se mantuvieron durante 21 días a 13 °C y al 20% de humedad. Diariamente se recogieron las heces frescas de la superficie de los microcosmos y se conservaron en alcohol de 70°. Finalmente, seis de las lombrices se colocaron en placas Petri durante 24 horas hasta que vaciaron el tubo digestivo, se recogieron las heces y se conservaron en alcohol de 70°.

Otras seis lombrices se sacrificaron por inmersión en agua a 80-90°C durante unos segundos y se mantuvieron en tubos con formol al 10% hasta su posterior disección para extraer el tubo digestivo. El tubo digestivo se dividió en molleja e intestino y el intestino se dividió a su vez en tres partes iguales (intestino anterior, medio y posterior) siguiendo la metodología de Ruiz (2003). De cada parte se extrajo el contenido digestivo, que se conservó en alcohol de 70°. *H. elisae* posee un tiflosol bastante desarrollado, sobre todo en la porción anterior del intestino, por lo que se tuvo especial cuidado en limpiar entre sus pliegues con ayuda de un pincel fino para la extracción de todo el contenido intestinal.

Tanto las heces como el contenido del tubo digestivo se sometieron a distintas técnicas para hacer más fácil la observación de las muestras. Se pasaron a través de filtros de 45-50 micras para eliminar las partículas más finas del suelo. Al residuo retenido en el filtro se le añadió n-heptano para separar los posibles restos de microartrópodos del resto del material, ya que dicho compuesto captura las cutículas de artrópodos (Migge, comunicación personal). Finalmente, las partículas orgánicas se tiñeron con Rosa de Bengala siguiendo la metodología de Dash *et al.* (1986). Este protocolo puede verse en el esquema de la Figura V.1. Todas las muestras se estudiaron bajo estereomicroscopio para buscar restos o ejemplares completos de microartrópodos, que se identificaron hasta el nivel taxonómico más preciso posible en cada caso.

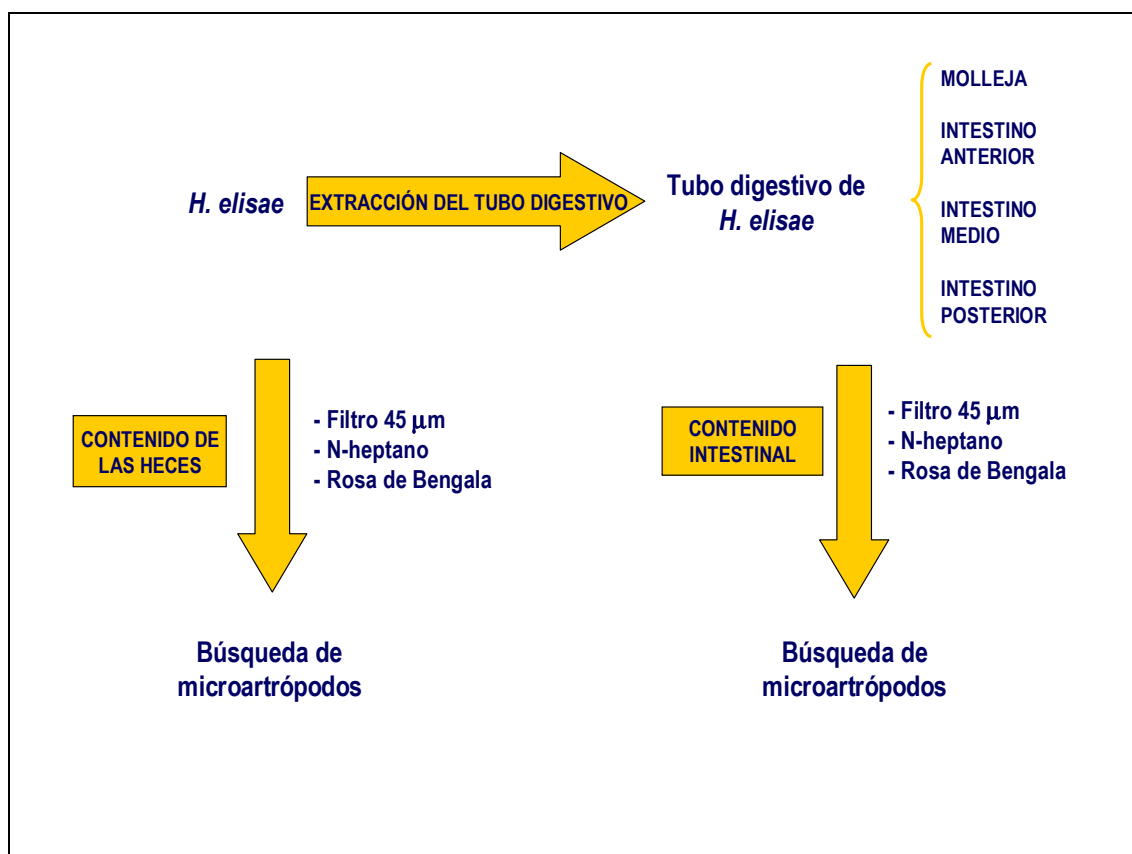


Figura V.1. Esquema del proceso experimental utilizado en los experimentos de depredación para la extracción y observación del contenido de las heces y del contenido intestinal de *H. elisae*.

V.2.B. Experimentos de competencia

Para desarrollar estos experimentos se diseñó un modelo parecido al utilizado en los experimentos iniciales realizados en el 2001 y descritos en el Capítulo III.

Se utilizaron los mismos microcosmos de plástico con una jaula de red en su interior. En cada compartimento de los microcosmos (dentro y fuera de la jaula) se colocaron 400 gramos de suelo no tamizado llevado al 20% de humedad y dentro de la jaula se introdujeron dos lombrices medianas de peso similar (de 2 a 3 gramos cada una). Además, para anular el posible efecto de competencia, se enriqueció el suelo del interior de la jaula con un aporte extra de distintas fuentes de materia orgánica. Se descartó la utilización de sustancias nutritivas como la glucosa, porque se ha visto (Ruiz, 2003) que no funciona bien con *H. elisae* (las lombrices disminuyen de peso e incluso algunas mueren). Además existe peligro de colonización y de posibles explosiones demográficas de grupos edáficos como hongos o bacterias, que podrían afectar al equilibrio natural del suelo utilizado en los microcosmos. Una opción que pareció menos artificial y más adecuada fue la de añadir fracciones de suelo tamizadas o superficiales, ya que en ellas hay previsiblemente más materia orgánica, y del mismo suelo en el que viven estos grupos, ya que así se aportarán los recursos que consumen en condiciones naturales.

Se realizaron dos tipos de experimentos. En el primer tipo se enriqueció el suelo de la jaula de cada microcosmos con 100 gramos de fracciones finas de suelo obtenidas tamizando a 0.2 mm. Este tipo de experimento se repitió dos veces, en octubre de 2002 y en enero de 2003.

En el segundo tipo se enriqueció el suelo de la jaula con 100 gramos de suelo de los tres primeros centímetros del perfil del suelo de la zona estudiada, ya que es posible

que algún recurso de este nivel, con más materia orgánica concentrada, forme parte del alimento de los dos grupos edáficos, microartrópodos y lombrices. Este tipo de experimento también se repitió dos veces, en octubre de 2003 y en febrero de 2004.

El suelo utilizado para enriquecer los microcosmos se defaunó previamente siguiendo el mismo método utilizado en los experimentos de defaunación realizados en el capítulo III (congelación a -32°C y calentamiento posterior a 60°C) con el fin de eliminar cualquier microartrópodo vivo y evitar así el error de introducir más microartrópodos dentro de la jaula.

Antes de cada tipo de experimento se realizaron análisis de carbono y se calculó la materia orgánica del material añadido a los microcosmos, para comprobar si realmente contenía un aporte extra de materia orgánica con respecto al suelo normal. El análisis de carbono orgánico se llevó a cabo mediante el método de Anne (1945). También se tomaron, antes de los experimentos en casi todos los casos, seis muestras de suelo para extraer la población natural de microartrópodos de El Molar (tiempo 0).

En todos los casos, se realizaron seis réplicas de cada tipo de microcosmos y también se montaron seis controles, iguales a los microcosmos descritos, pero sin lombrices. Un esquema de ambos tipos de experimentos puede verse en la Figura V.2

Todos los ejemplares, tanto de lombrices como de microartrópodos, así como el suelo utilizado, provienen de la parcela experimental de El Molar.

Los microcosmos se mantuvieron en cámaras de cultivo a 15°C de temperatura y al 20% de humedad durante 21 días. Pasado ese tiempo se desmontaron los experimentos, se extrajeron los microartrópodos de todo el suelo por el método Berlese-Tulgren y se contaron e identificaron a la lupa y al microscopio hasta el nivel taxonómico más preciso posible en cada caso.

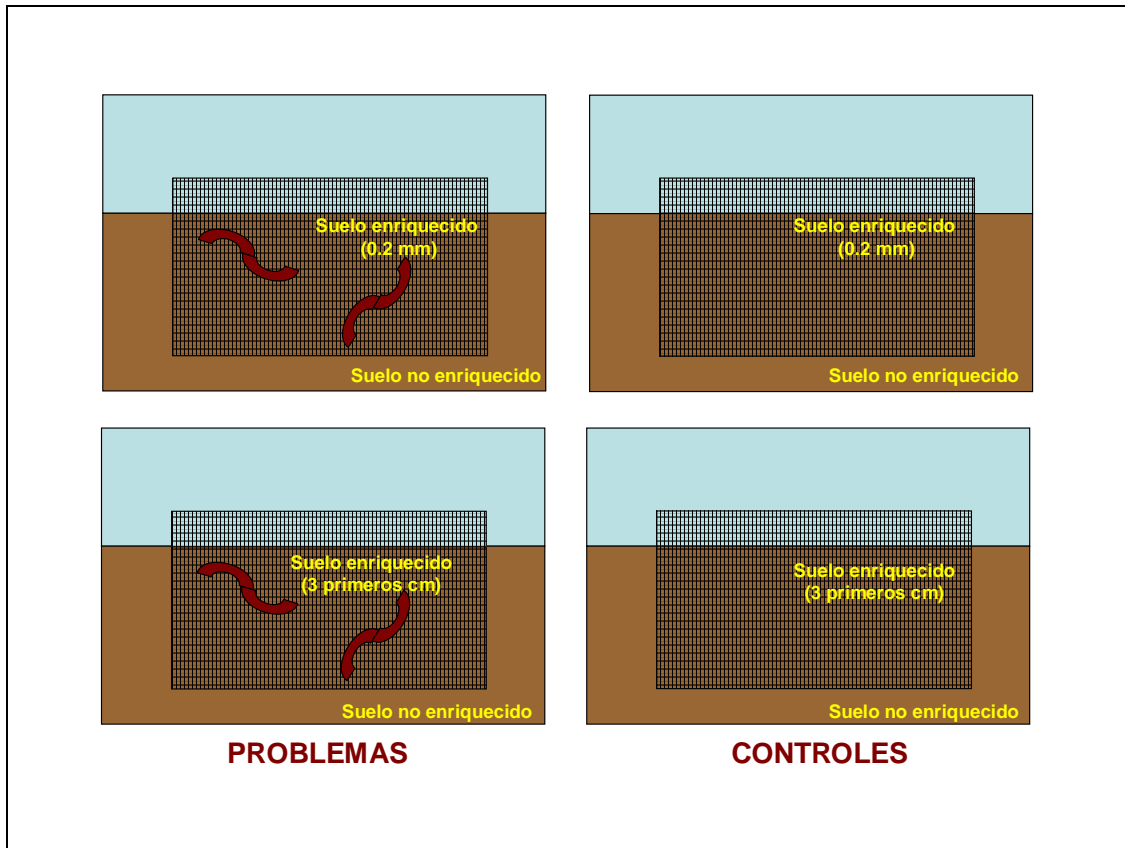


Figura V.2. Representación gráfica del diseño de los experimentos de competencia. Arriba primer tipo de experimento donde se enriqueció el suelo de la jaula con suelo tamizado a 0.2 mm, abajo segundo tipo de experimento donde se enriqueció el suelo de la jaula con suelo de los tres primeros centímetros de suelo triturado. En ambos casos problemas con lombrices a la izquierda y controles a la derecha.

Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se estudiaron mediante análisis de la varianza (ANOVA), después de verificar su normalidad mediante las pruebas de Shapiro–Wilk y Kolmogorov–Smirnov, utilizando los distintos niveles experimentales (tiempo 0, problema dentro, problema fuera, control dentro y control fuera) como factor fijo o variable independiente. Se utilizó la prueba de Duncan para detectar las diferencias entre los distintos niveles experimentales. Para las variables no normales se utilizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis.

V.3. Resultados

V.3.A. Experimentos de depredación

El peso inicial y final de todas las lombrices antes y después de los 21 días del experimento puede verse en la Tabla V.1, así como el peso del contenido intestinal de las lombrices utilizadas para obtener las heces en placa Petri, y la longitud del tubo digestivo extraído de las lombrices que fueron sacrificadas para extraer su contenido intestinal. La producción de heces para cada lombriz fue estimada en los 21 días de experimento (Tabla V.1), dada la tasa de producción de heces de esta especie de 3.18 gramos de heces por gramo de lombriz y día en suelo natural (Díaz Cosín *et al.*, 1996).

Peso inicial de las lombrices (g)	Peso final de las lombrices (g)	Peso de las lombrices sin contenido intestinal (g)	Peso del contenido intestinal (g)	Longitud del tubo digestivo (cm)	Producción de heces estimada en 21 días (g)
2.27	3.00	1.75	1.25		151.59
3.72	3.38	2.63	0.75		248.42
2.65	3.59	2.16	1.43		176.96
3.03	2.79	2.31	0.48		202.34
2.42	2.39	2.22	0.17		161.60
3.52	2.60	2.38	0.22		235.06
3.12	2.39			13.0	208.35
3.01	2.29			13.0	201.00
3.49	2.71			12.9	233.06
3.94	3.19			12.5	263.11
3.39	2.60			14.2	226.38
2.66	2.57			13.5	177.63
Valores medios					
3,10	2,80	2,23	0,72	13,18	207,13

Tabla V.1. Peso inicial y final de las lombrices utilizadas en los experimentos. Peso de las lombrices sin contenido intestinal y peso del contenido intestinal de las lombrices utilizadas para obtener heces en las placas Petri. Longitud del tubo digestivo de las lombrices sacrificadas para obtener el contenido intestinal. Producción de heces estimada en los 21 días de experimento.

Contenido del tubo digestivo

El contenido del tubo digestivo resultó ser más abundante en la parte anterior que en la posterior, pero su composición fue similar en todos los tramos. Consistió en partículas minerales de distinto tamaño mezcladas con mucus, restos vegetales (pequeñas raíces y semillas) y fragmentos indeterminados. Como puede verse en la columna (a) de la Tabla V.2, no se encontró ningún resto de microartrópodo en ninguna de las partes de tubo digestivo salvo un único colémbolo del orden de los poduromorfos en una de las mollejas de uno de los individuos de *H. elisae*. Dicho ejemplar estaba completo, bien pigmentado y nada degradado. También se encontraron algunos restos de tejidos orgánicos, teñidos con Rosa de Bengala y difícilmente identificables, que no pudieron asignarse a ningún grupo concreto con la técnica utilizada.

GRUPO TAXONÓMICO	CONTENIDO DIGESTIVO (a)	HECES DE PLACAS PETRI (b)	HECES DE MICROCOSMOS (c)
Colémbolos totales	1	0	17 (3.33)
Isotómidos	0	0	1 (0.16)
Poduromorfos	1	0	8 (1.16)
Oniquiúridos	0	0	9 (1.5)
Ácaros totales	0	0	46 (8.16)
Gamásidos (Paquielaelapidae, Rhodacarus)	0	0	5 (0.83)
Actinédidos (Bdelidae, Tarsonemidae)	0	0	20 (3.5)
Oribátidos (Oppiioidea, Scutovertex, Ceratozetes, Haplozetes, Hemileous)	0	0	21 (3.83)
Nematodos	0	0	66 (11.83)
Fauna total	1	0	118

Tabla V.2. Número total de individuos y media por microcosmos (entre paréntesis) en el contenido de los tubos digestivos (a), en las heces aisladas recogidas en las placas Petri (b), y en las heces recogidas directamente del microcosmos (c) de las doce lombrices estudiadas.

Contenido de las heces

El contenido de las heces de *H. elisae* fue similar al contenido intestinal, es decir, una mezcla de restos vegetales, minerales y de restos orgánicos no determinables que se tiñen con Rosa de Bengala. En las heces recogidas en placas Petri aisladas, que no estuvieron en contacto con el suelo, no se encontró ningún ejemplar ni resto de microartrópodo (Tabla V.2, columna b). Sin embargo, en las heces superficiales obtenidas directamente en los microcosmos, que sí estaban en contacto con el suelo, se encontraron tanto individuos enteros como fragmentos de microartrópodos de distintos grupos (Tabla V.2, columna c).

De los microartrópodos encontrados, los colémbolos, en general, se tiñeron muy bien con Rosa de Bengala, especialmente los menos pigmentados. Se encontraron sobre todo representantes del orden de los poduromorfos y también de la familia oniquiúridos, e incluso algún individuo de la familia isotómidos.

Entre los ácaros se encontraron representantes de tres de los subórdenes edáficos principales. Los ácaros del suborden gamásidos encontrados pertenecen en su mayor parte a la familia Pachylaelapidae o al género *Rhodacarus*, aunque también se encontraron algunos juveniles de difícil determinación.

Los ácaros actinédidos fueron abundantes y los que mejor se tiñen con el colorante, sobre todo los juveniles. Se reconocieron individuos pertenecientes a las familias Bdellidae y Tarsonemidae.

Los ácaros oribátidos fueron, en general, los que peor se tiñeron con Rosa de Bengala, seguramente porque su cutícula es más dura y está más esclerotizada que las de otros grupos, pero aún así fueron relativamente fáciles de identificar. Se reconocieron diversos tipos de la cohorte de los gimnonóticos (familia Oppiidae) y algunos géneros

de la cohorte de los poronóticos como *Scutovertex*, *Ceratozetes*, *Haplozetes*, o *Hemileous*.

En todas las muestras de heces, además de microartrópodos, también se encontraron numerosos nematodos muy bien teñidos, así como otros restos no reconocibles. En la Figura V.3 se muestra la distribución por porcentajes de los grupos encontrados en las heces procedentes de los microcosmos.

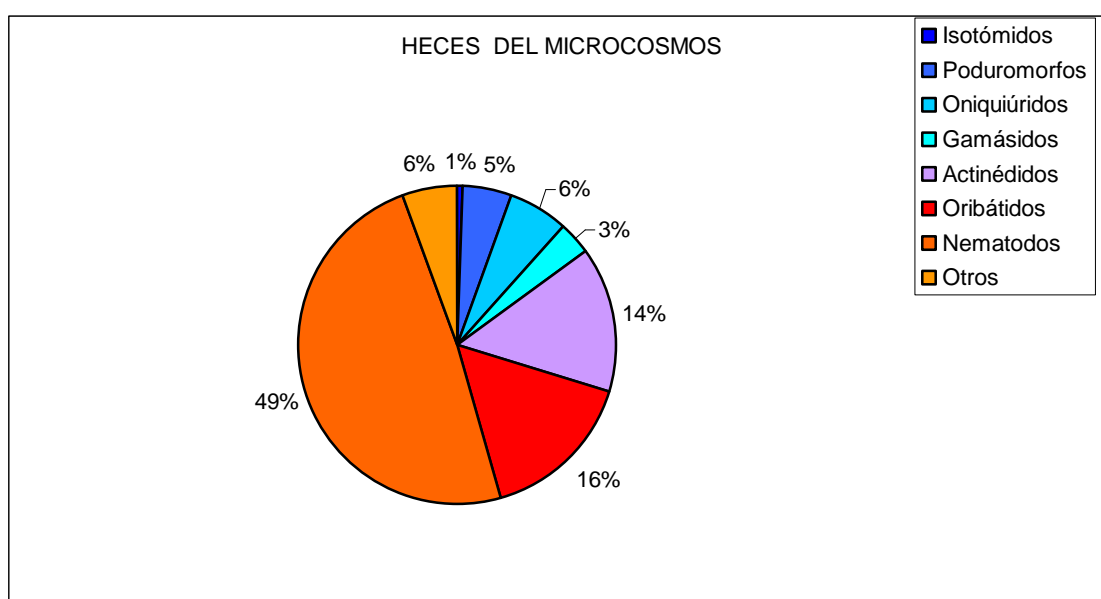


Figura V.3. Porcentaje de los grupos encontrados en las heces recogidas directamente de los microcosmos.

El número de microartrópodos encontrados en las heces superficiales recogidas a diario de los microcosmos fue disminuyendo a lo largo del experimento, seguramente porque la cantidad de microartrópodos que iban quedando en los microcosmos era menor.

En la Figura V.4 puede verse un esquema del protocolo experimental y de los resultados obtenidos.

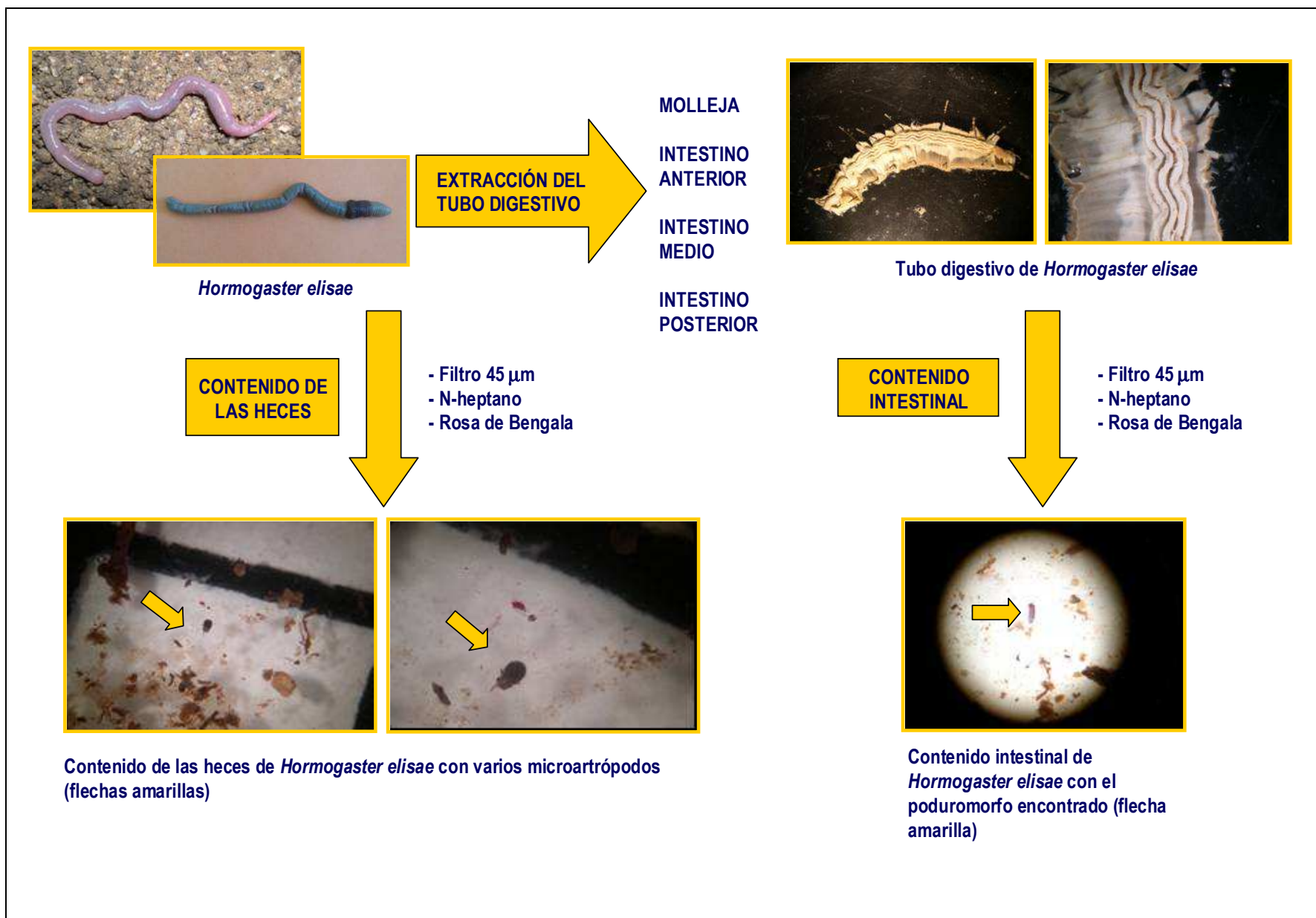


Figura V.4. Esquema del proceso experimental utilizado y de los resultados obtenidos en los experimentos de depredación durante la extracción y la observación del contenido de las heces y del contenido intestinal de *H. elisae*.

V.3.B. Experimentos de competencia

Los dos tipos de materiales utilizados para enriquecer el suelo (fracción de suelo menor a 0.2 mm y suelo de los tres primeros centímetros) contenían un porcentaje de carbono mayor y, por tanto, más materia orgánica que el suelo natural de El Molar.

La media de porcentaje de carbono de la fracción de suelo de El Molar menor de 0.2 mm fue visiblemente mayor que la de los porcentajes de suelo natural no tamizado. Por otro lado, la media de carbono para el suelo de los 3 cm superiores, también resultó mayor que la de suelo natural (Tabla V.3 y Figura V.5).

TIPO DE SUELO	Suelo < 0.2 mm	Suelo 3 cm superiores	Suelo natural
% Carbono	2.90	1.62	0.80
% Materia orgánica	5.01	2.79	1.38

Tabla V.3. Medias de porcentaje de carbono y de materia orgánica entre los tres tipos de suelo utilizados.

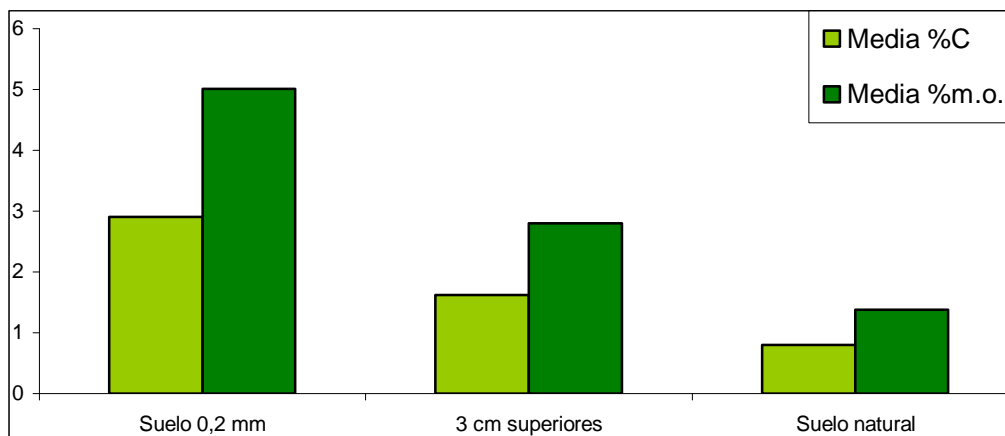


Figura V.5. Porcentajes de carbono y materia orgánica de cada tipo de suelo utilizado en estos experimentos.

Por tanto, lo primero que se puede señalar es que la utilización de ambos tipos de materiales fue adecuada para los objetivos de estos experimentos.

Casi todos los grupos de microartrópodos edáficos (salvo los entomóbridos) estaban bien representados en estos experimentos excepto en los de Octubre de 2003, en los que las abundancias fueron algo más bajas.

Se obtuvieron los siguientes resultados experimentales.

MICROCOSMOS ENRIQUECIDOS CON SUELO TAMIZADO A 0.2 mm

Octubre de 2002

En los experimentos realizados en octubre de 2002 la abundancia de microartrópodos fue algo baja pero suficiente para sacar algunas conclusiones.

En la Tabla V.4 pueden verse las abundancias medias de cada grupo de microartrópodos en cada nivel experimental, así como los resultados de los análisis estadísticos que consistieron en ANOVA, pues las variables presentaron distribución normal en todos los casos. Sólo se observaron diferencias estadísticamente significativas para cuatro taxones (poduromorfos, oniquiúridos, gamásidos y oribátidos gimnonóticos).

GRUPO	PROBLEMA		CONTROL		ANOVA (F)	ANOVA (p)
	DENTRO	FUERA	DENTRO	FUERA		
Isotómidos	2.50	10.83	5.00	5.33	3.062	0.052
Poduromorfos	2.17 a	5.50 b	0.83 a	2.33 a	3.545	0.033
Esmintúridos	2.33	5.33	1.50	1.67	0.770	0.524
Oniquiúridos	1.83 a	5.33 b	6.00 b	6.83 b	4.296	0.017
Gamásidos	3.33 a	11.17 b	4.83 a	11.50 b	5.930	0.005
Acarídidos	1.00	0.50	0.67	0.00	1.404	0.271
Actinédidos	1.83	3.17	4.33	4.00	2.040	0.141
Tarsonémidos	3.00	6.00	8.67	4.17	1.570	0.228
Oribátidos inferiores	17.50	22.67	23.17	14.33	1.522	0.240
Oribátidos superiores gimnonóticos	2.33 a	7.67 b	3.33 a	5.00 ab	3.792	0.027
Oribátidos superiores poronóticos	7.67	12.00	9.00	5.83	1.173	0.345
Otros artrópodos	1.17	1.17	1.67	1.33	0.138	0.936

Tabla V.4. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos en los distintos compartimentos y resultados del ANOVA para el experimento realizado en octubre de 2002. En rojo los valores de $p < 0.05$. Distintas letras indican pertenencia a distintos niveles experimentales. Valores referidos a 400 g de suelo.

Las abundancias de poduromorfos, oniquiúridos y oribátidos gimnonóticos fueron significativamente mayores fuera que dentro de la jaula en los problemas, pero no mostraron diferencias entre las abundancias de fuera y dentro de la jaula en los controles (Figuras V.6, V.7 y V.8). Por tanto, parece que estos tres grupos tienden a escapar de la jaula sólo cuando hay lombrices. En los isotómidos se dieron resultados similares, pero el análisis no llega a ser estadísticamente significativo, aunque su valor es muy cercano a serlo ($p=0.052$).

En el caso de los gamásidos las abundancias fueron significativamente mayores fuera de la jaula, tanto en los problemas como en los controles (Figura V.9). Esto supone que los gamásidos tienden a escapar de la jaula tanto si hay lombrices como si no las hay.

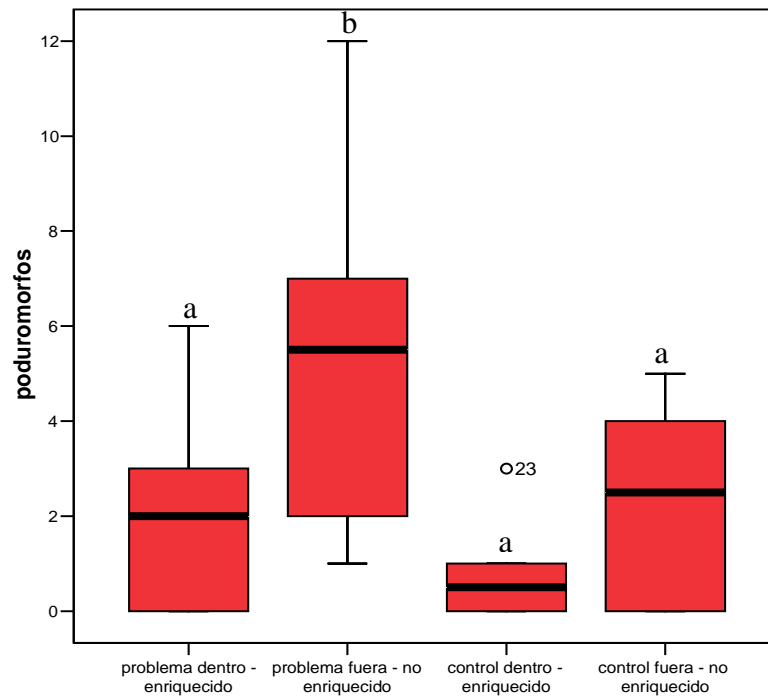


Figura V.6. Representación de la abundancia de poduromorfos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

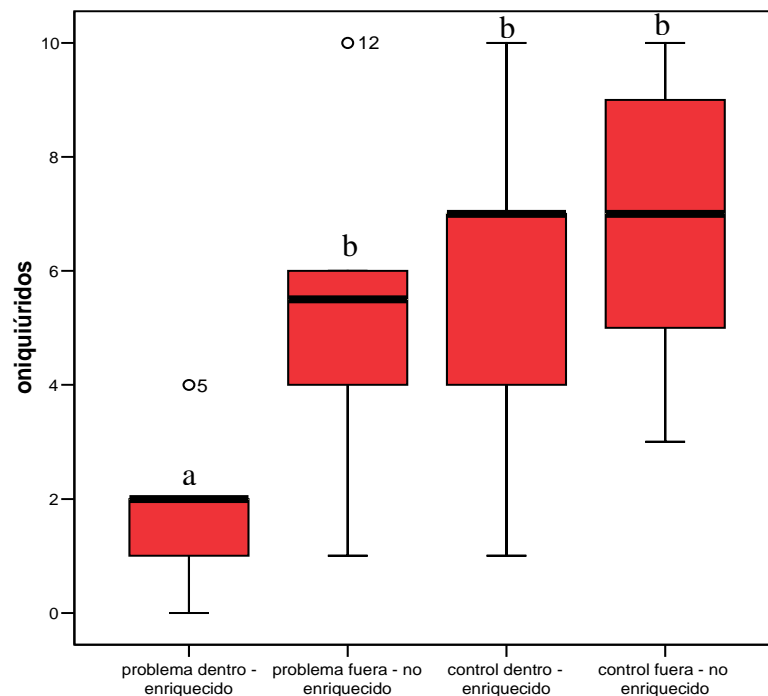


Figura V.7. Representación de la abundancia de onychiurids en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

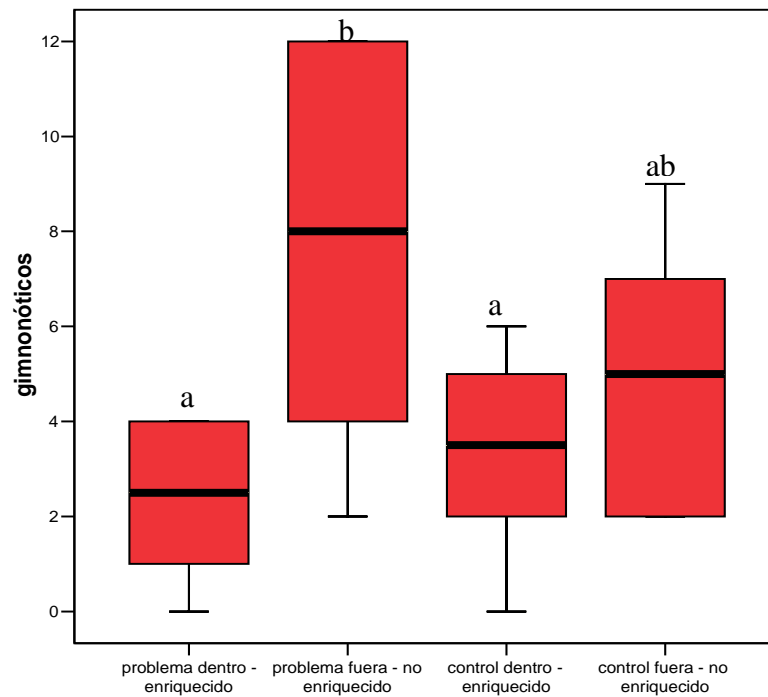


Figura V.8. Representación de la abundancia de oribátidos gimnonóticos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

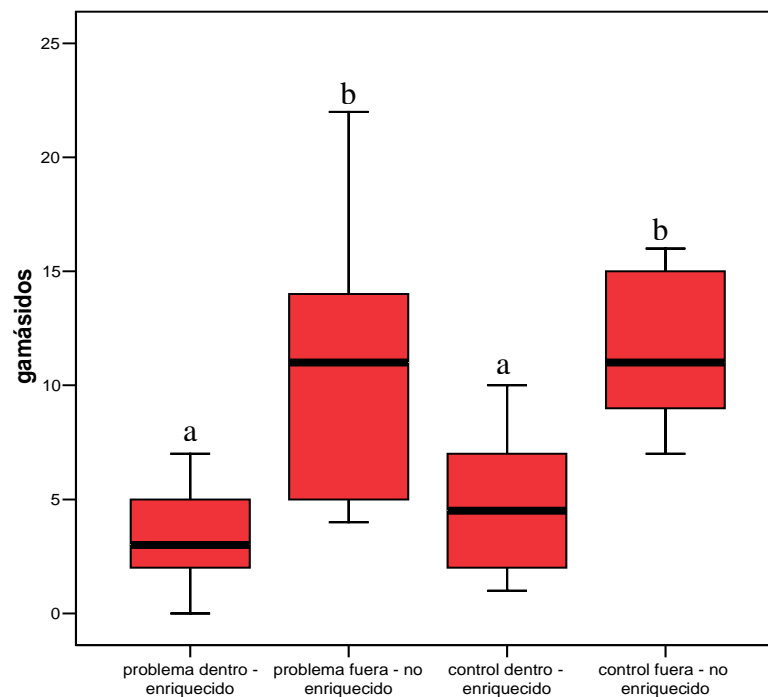


Figura V.9. Representación de la abundancia de gamásidos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Enero de 2003

Casi todos los grupos de microartrópodos edáficos estaban bien representados en este experimento. En la Tabla V.5 pueden verse las abundancias medias de cada grupo de microartrópodos en cada nivel experimental, así como los resultados de los ANOVA para todos los grupos. Esta vez, se encontraron diferencias significativas entre las medias de la mayoría de los taxones.

GRUPO	TIEMPO 0	PROBLEMA		CONTROL		ANOVA (F)	ANOVA (p)
		DENTRO	FUERA	DENTRO	FUERA		
Isotómidos	7.33 a	13.33 a	24.17 b	9.67 a	15.33 ab	3.706	0.017
Poduromorfos	22.33 c	5.17 ab	7.50 b	1.17 a	5.50 ab	23.760	0.000
Esmintúridos	1.67	3.83	2.83	2.17	4.50	1.045	0.404
Oniquiúridos	11.17 b	2.33 a	4.50 a	3.67 a	2.83 a	6.750	0.001
Gamásidos	3.33 a	2.17 a	6.67 b	2.00 a	2.67 a	4.276	0.009
Acarídidos	1.00 a	1.17 a	5.33 b	3.00 ab	2.67 ab	3.156	0.031
Actinédidos	6.17	3.33	3.50	3.00	3.00	0.828	0.520
Tarsonémidos	3.50	3.17	6.67	1.67	2.67	2.013	0.123
Oribátidos inferiores	13.67 a	13.50 a	23.00 b	13.00 a	17.50 ab	2.249	0.092
Oribátidos gimnonóticos	42.00 b	16.00 a	55.50 c	18.83 a	28.17 a	16.384	0.000
Oribátidos poronóticos	14.17 c	4.00 a	14.00 c	2.67 a	8.17 b	17.862	0.000
Otros artrópodos	11.17 b	2.33 a	4.50 a	3.33 a	5.50 a	6.668	0.001

Tabla V.5. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos en los distintos compartimentos y resultados del ANOVA para el experimento realizado en enero de 2003. En rojo los valores de $p < 0.05$. Distintas letras indican pertenencia a distintos niveles experimentales. Valores referidos a 400 g de suelo.

En el caso de los colémbolos poduromorfos y oniquiúridos se observó una disminución significativa de la abundancia en los microcosmos experimentales respecto a la abundancia natural o tiempo 0, que en el caso de los poduromorfos también se dió en otros experimentos anteriores. En ninguno de estos grupos se detectaron diferencias significativas entre las abundancias de dentro y fuera de la jaula en los experimentos (Figuras V.10 y V.11).

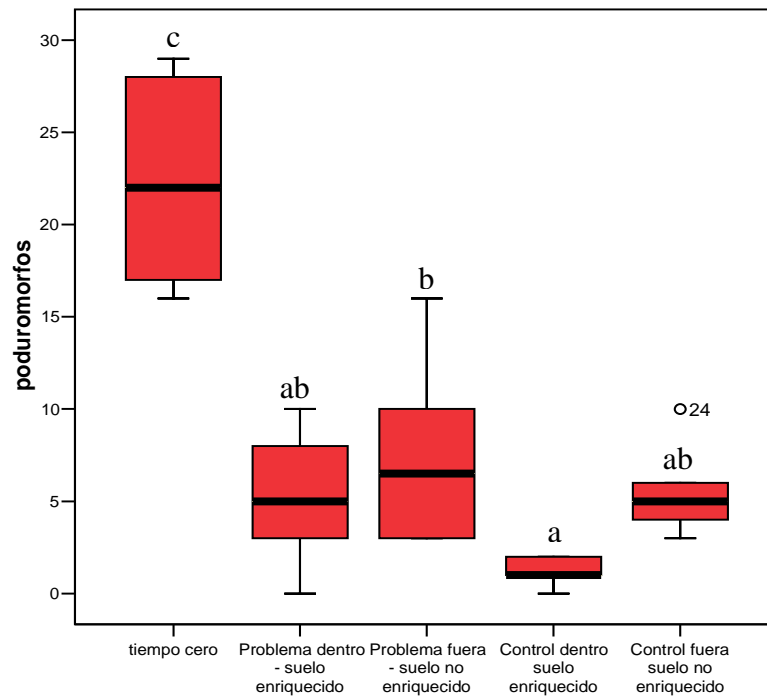


Figura V.10. Representación de la abundancia de colémbolos poduromorfos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

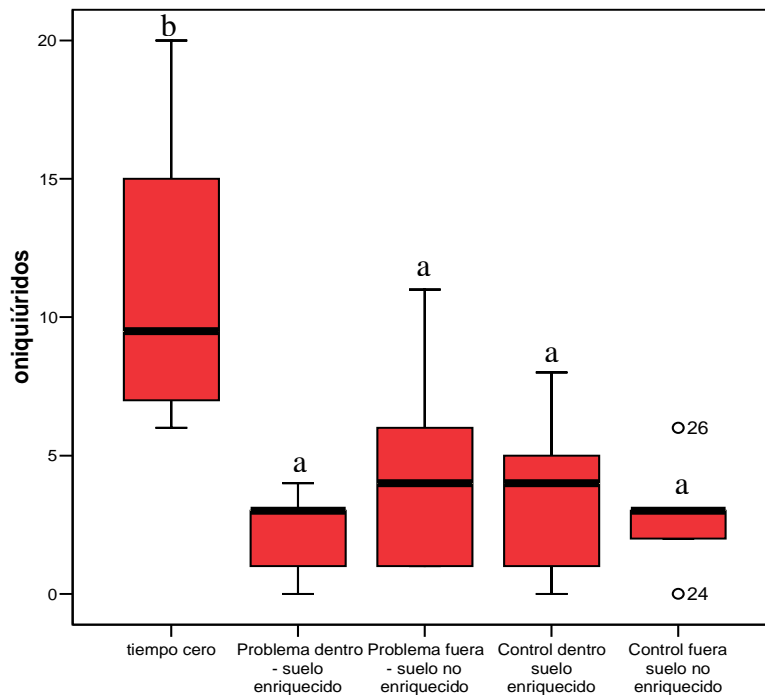


Figura V.11. Representación de la abundancia de colémbolos oniquiúridos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Para el resto de los grupos (colémbolos isotómidos y ácaros gamásidos, acarídidos y oribátidos) las abundancias en los microcosmos problema fuera de la jaula fueron significativamente mayores que dentro. Sin embargo estas diferencias no se dieron en los controles (Figuras V.12, V.13, V.14, V.15 y V.16). Estos grupos, por tanto, tienden a escapar de la jaula sólo cuando hay lombrices en su interior, tal y como ocurría en los experimentos iniciales del capítulo III.

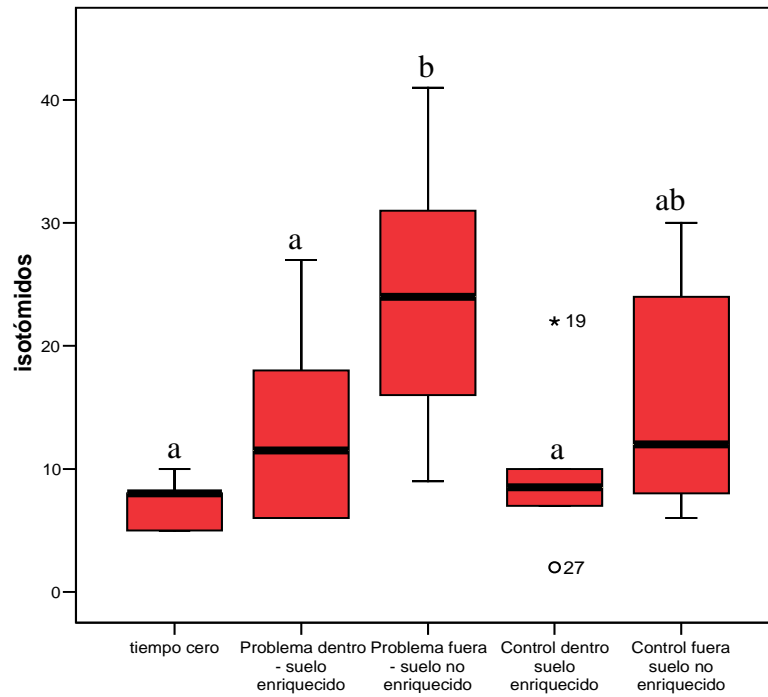


Figura V.12. Representación de la abundancia de colémbolos isotómidos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

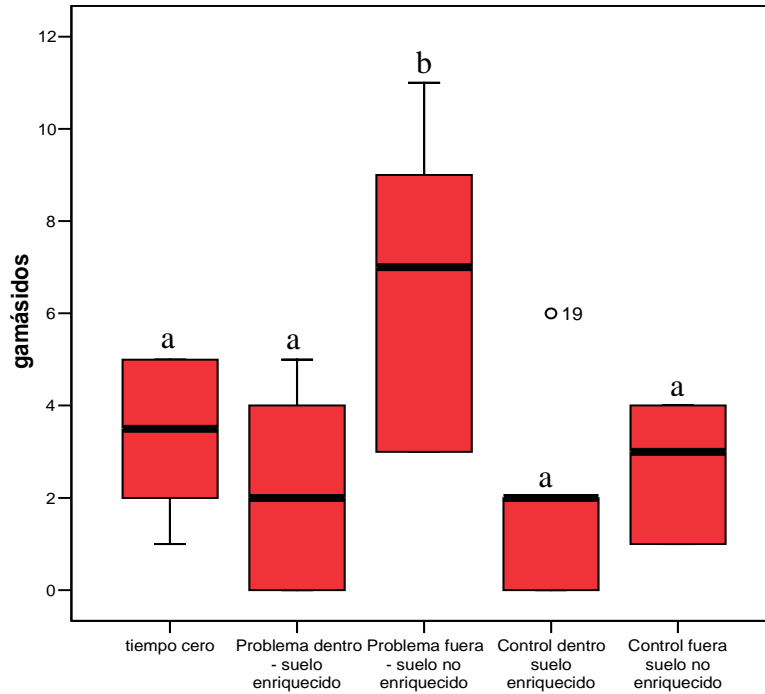


Figura V.13. Representación de la abundancia de ácaros gamasidos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

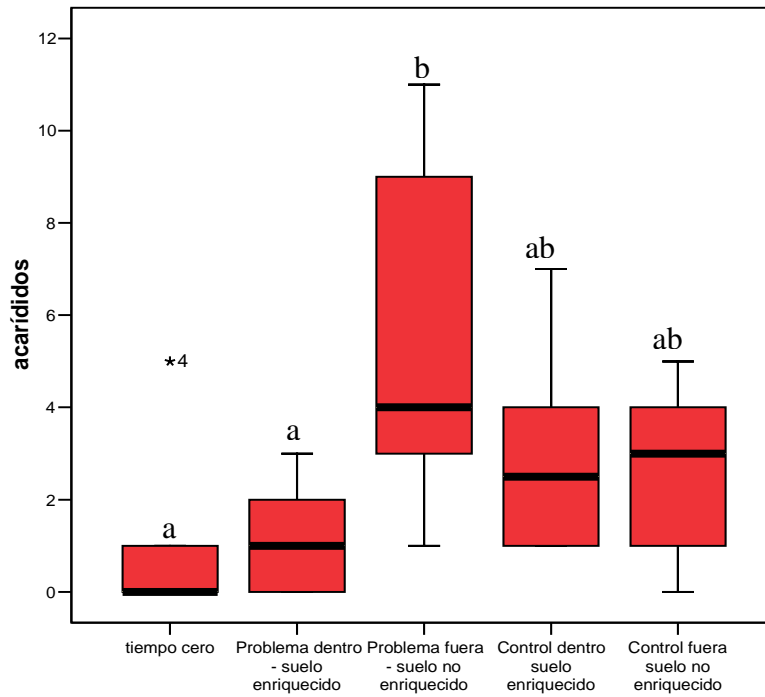


Figura V.14. Representación de la abundancia de ácaros acarididos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

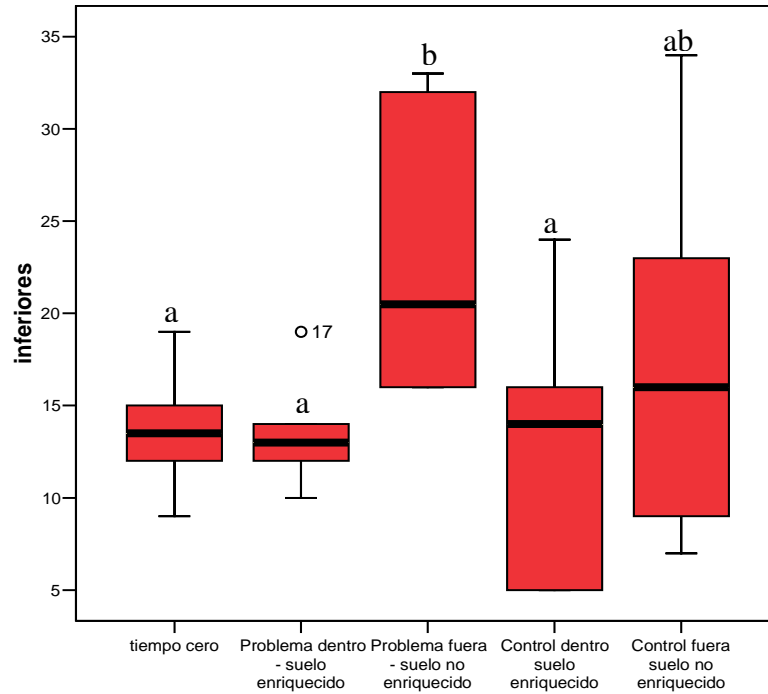


Figura V.15. Representación de la abundancia de ácaros oribátidos inferiores en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

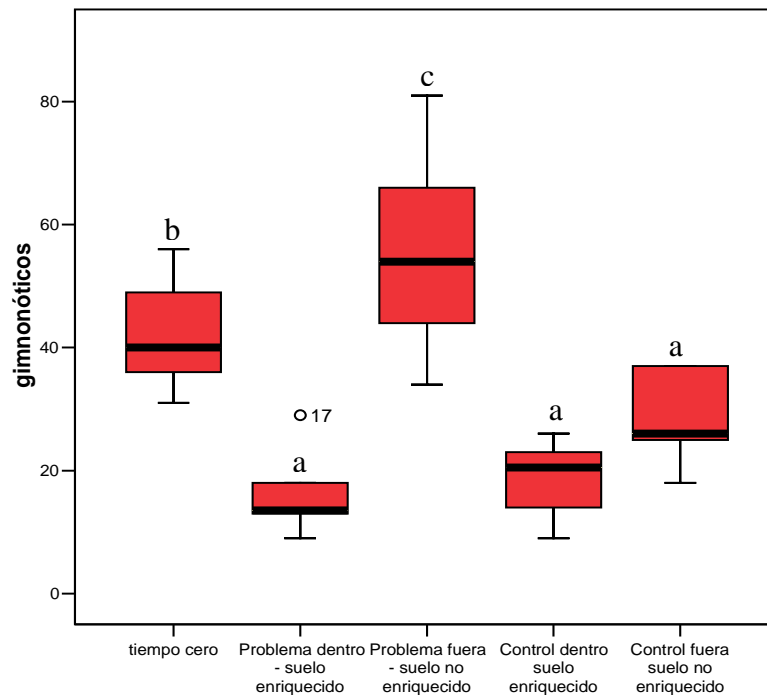


Figura V.16. Representación de la abundancia de ácaros oribátidos gimnonóticos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

En el caso de los oribátidos poronóticos también se encontraron diferencias significativas en los controles. Es decir, tanto problemas como controles presentaron mayores abundancias de oribátidos poronóticos fuera que dentro de la jaula, lo que indica que, exista o no exista lombriz en el interior de la jaula, este grupo muestra tendencia a salir de su interior (Figura V.17).

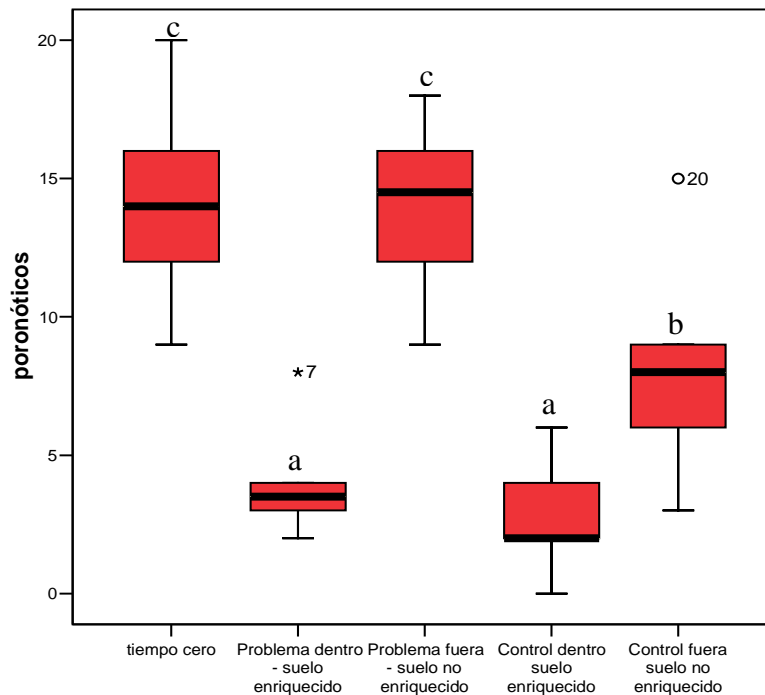


Figura V.17. Representación de la abundancia de ácaros oribátidos poronóticos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Las diferencias de abundancias para resto de los artrópodos, se deben, como ocurría en el caso de los colémbolos poduromorfos y oniquiúridos, a la diferencia entre la abundancia a tiempo 0 (población natural) y las abundancias en todos los compartimentos experimentales, sin que se puedan apreciar diferencias entre los distintos niveles experimentales (Figura V.18). Además, se trata de una variable que, al ser mezcla de diversos taxones, es muy heterogénea y, por tanto, no puede ser considerada como “grupo”, por lo que no pueden extraerse conclusiones fiables para ella.

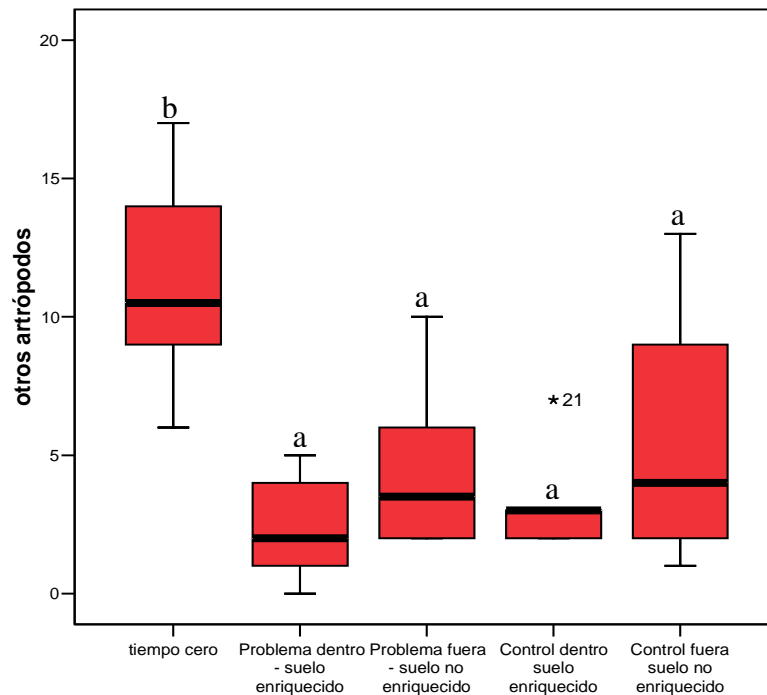


Figura V.18. Representación de la abundancia de otros artrópodos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

En conclusión se puede señalar que, en los experimentos realizados en microcosmos enriquecidos con suelo tamizado a 0.2 mm, se observó, en general, una mayor abundancia de microartrópodos fuera que dentro de la jaula en los problemas, siendo esta diferencia estadísticamente significativa para muchos de los grupos. Esto significa que, a pesar del enriquecimiento en materia orgánica, casi todos los grupos de microartrópodos mantienen la tendencia a salir de la jaula, escapando así del efecto negativo de las lombrices, es decir, prefieren un suelo más pobre siempre que no haya lombrices en él.

En casi ninguno de los controles se observaron diferencias significativas, las abundancias fluctúan o son similares dentro y fuera de la jaula, lo que sugiere que el material utilizado no parece ser utilizado como recurso alimenticio preferente por los microartrópodos. También podría indicar que disponen de recursos suficientes y,

aunque se enriquezca uno de los compartimentos, no tienen la necesidad de desplazarse, necesidad que sí se manifiesta cuando en la jaula hay lombrices.

Se dio alguna excepción a este comportamiento para los ácaros oribátidos poronóticos, que también parecen huir de la jaula en los controles a pesar de que contiene suelo enriquecido pero no lombrices. Quizás esto se deba a que, al ser un grupo tan sensible a las perturbaciones, el simple hecho de añadir el suelo tamizado suponga un cambio desfavorable para ellos.

En la Figura V.19 puede verse un resumen gráfico de las abundancias de los grupos de microartrópodos en cada uno de los compartimentos experimentales así como a tiempo 0, obtenidas en los experimentos realizados en enero de 2003.

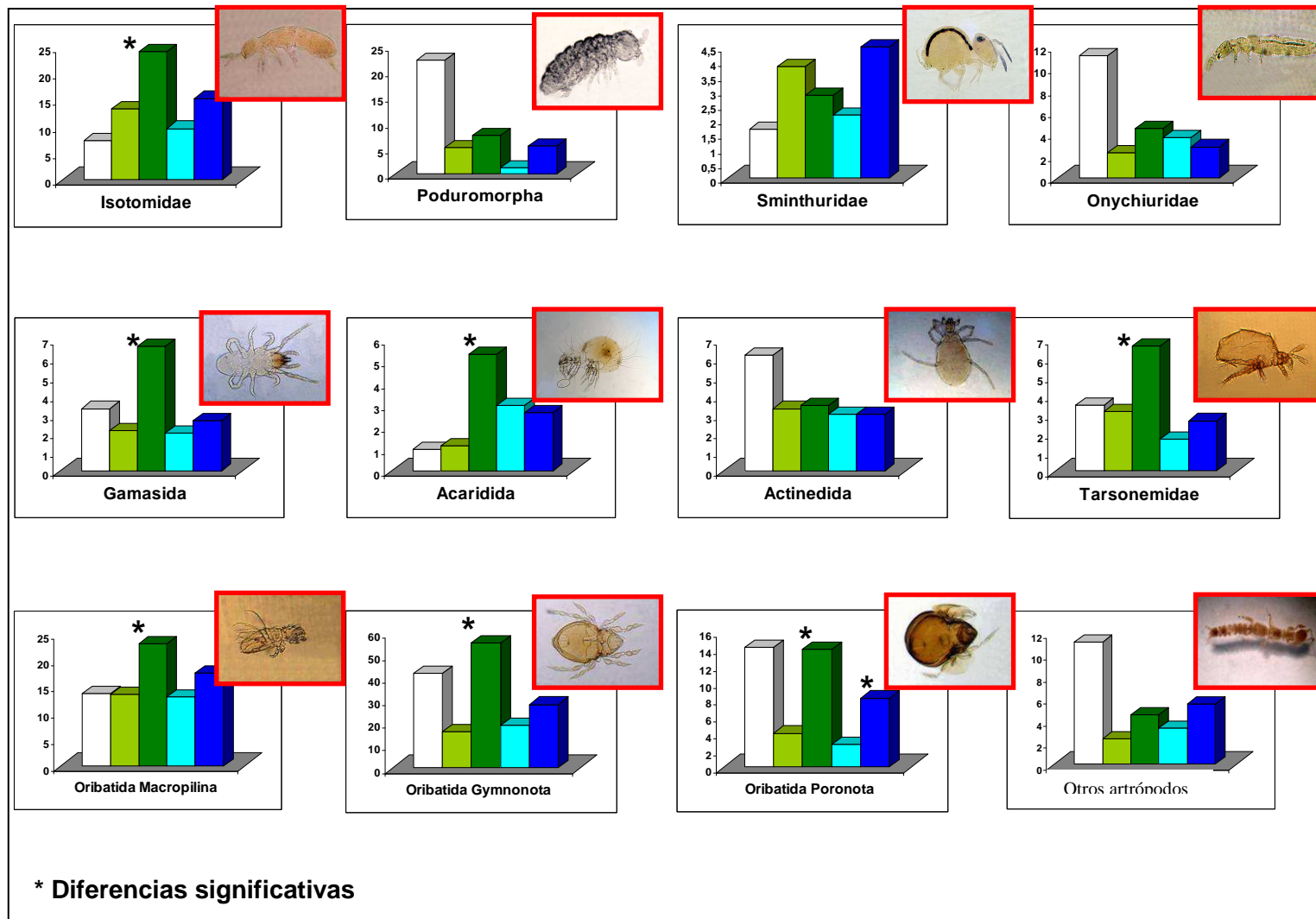


Figura V.19.
Representación gráfica de las abundancias medias de distintos grupos de microartrópodos en los experimentos de suelo enriquecido con suelo tamizado a 0,2 mm realizados en enero de 2003.

MICROCOSMOS ENRIQUECIDOS CON SUELO SUPERFICIAL

Octubre de 2003

En los experimentos realizados en octubre de 2003 la abundancia fue algo menor en algunos grupos, quizás debido a que se produjo un período especialmente seco en El Molar. Esta disminución del número de individuos implica una pérdida de información que hace disminuir la fiabilidad y la representatividad de los resultados obtenidos para esos grupos. Además, algunas variables no presentaron distribuciones normales, por lo que para ellas se aplicó el análisis de Kruskal-Wallis.

En la Tabla V.6 pueden verse las abundancias medias de los grupos de microartrópodos en cada nivel experimental así como los resultados de las pruebas estadísticas realizadas entre dichas medias. Las variables señaladas con asterisco son las no normales, para las que se realizaron análisis de Kruskal-Wallis.

GRUPO	TIEMPO 0	PROBLEMA		CONTROL		F	p
		DENTRO	FUERA	DENTRO	FUERA		
Isotómidos	32.00 b	9.17 a	12.00 a	20.33 ab	22.00 ab	3.790	0.015
Poduromorfos	2.50	0.50	1.33	1.33	1.33	1.210	0.331
Esmintúridos*	1.67	0.17	0.00	0.17	0.33	9.430	0.051
Oniquiúridos*	1.33 b	0.17 a	0.67 a	0.17 a	0.33 a	12.485	0.014
Entomóbridos*	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	4.000	0.406
Gamásidos*	2.50	0.50	0.05	0.06	0.83	7.089	0.131
Acarídidos*	0.33	0.83	0.00	0.50	0.50	6.188	0.186
Actinéidos*	4.33 b	2.67 ab	0.50 a	0.17 a	0.83 a	14.335	0.006
Tarsonémidos	4.50 c	0.17 a	1.00 ab	3.17 bc	4.67 c	5.010	0.004
Oribátidos inferiores*	0.67	0.17	0.00	0.67	0.17	8.249	0.081
Oribátidos gimnonóticos	3.17 ab	1.00 a	2.67 ab	5.33 b	5.00 b	3.552	0.020
Oribátidos poronóticos*	0.50	0.67	0.67	0.50	1.17	1.735	0.784
Otros artrópodos*	1.33	0.17	0.67	0.50	0.67	5.111	0.276

Tabla V.6. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos en los distintos niveles experimentales y resultados del ANOVA para el experimento realizado en octubre de 2003. En rojo los valores de $p < 0.05$. Distintas letras indican pertenencia a distintos niveles experimentales. Valores referidos a 400 g de suelo.

Diversos taxones presentaron diferencias significativas entre las medias pero se debieron en todos los casos a una abundancia significativamente mayor a tiempo 0 que en los grupos experimentales. Esto supone que muchos de los grupos presentaron un descenso muy marcado de su población natural durante el período experimental, pero en ningún caso se encontraron diferencias significativas entre fuera y dentro de la jaula, ni en los problemas ni en los controles.

En la Figura V.20 pueden verse representadas las abundancias para los isotómidos, que fue el único grupo en este experimento que presentó una abundancia interpretable. El resto de los grupos cuyos análisis fueron significativos pueden verse representados en las Figuras V.21, V.22, V.23 y V.24, pero sus abundancias fueron mucho menores, lo que disminuye la fiabilidad de los resultados.

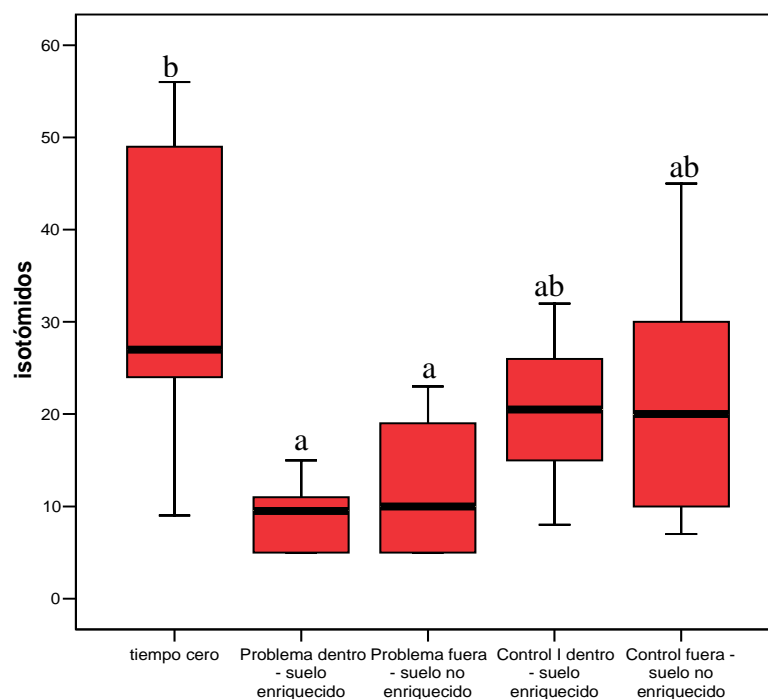


Figura V.20. Representación de la abundancia de colémbolos isotómidos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

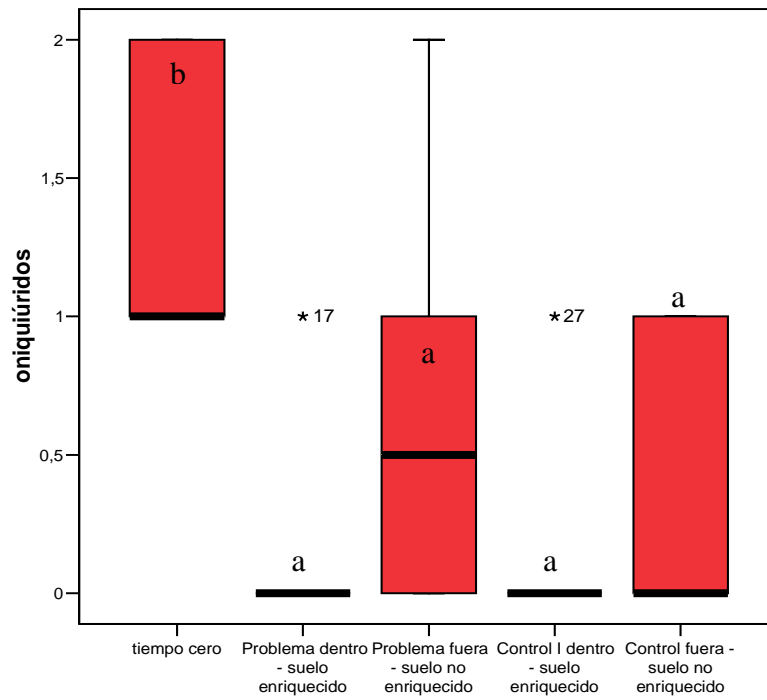


Figura V.21. Representación de la abundancia de colémbolos oniquiúridos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

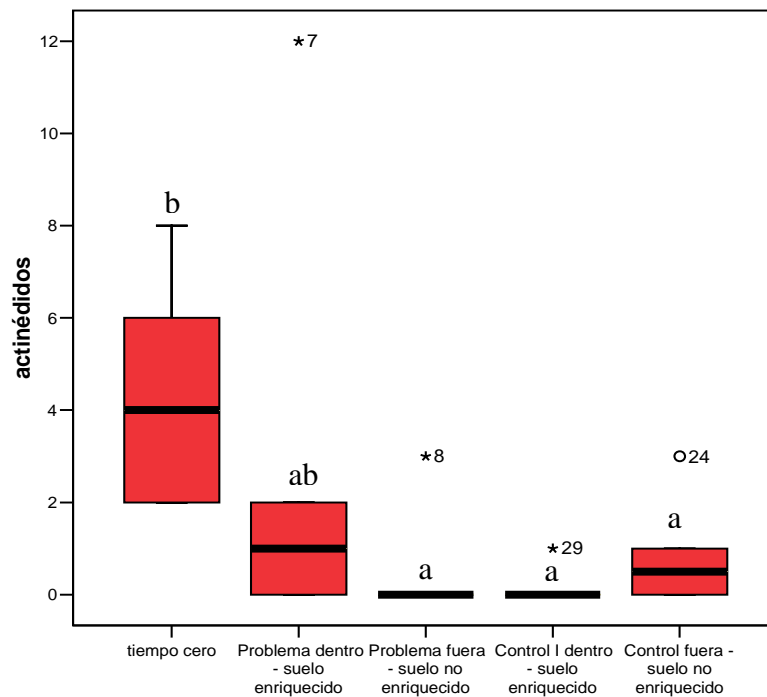


Figura V.22. Representación de la abundancia de ácaros actinédidos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

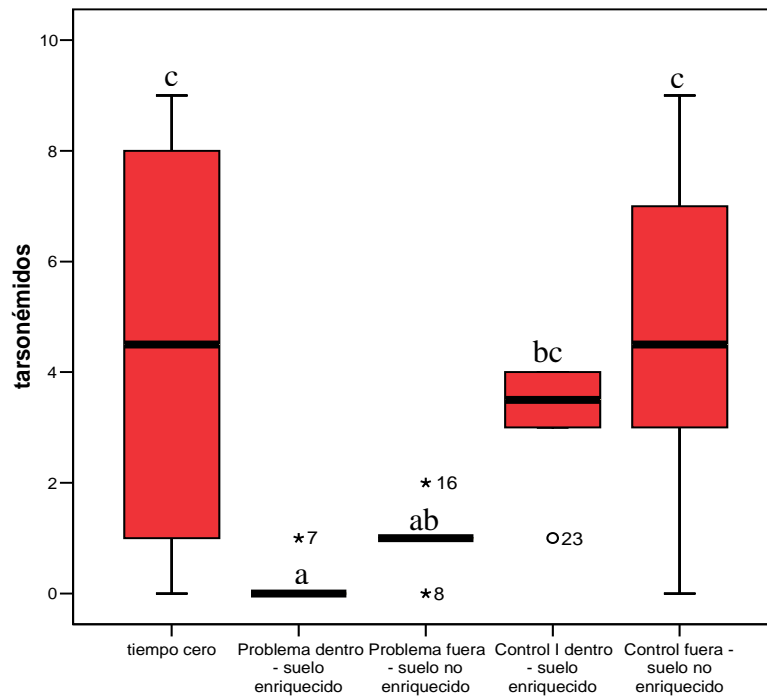


Figura V.23. Representación de la abundancia de ácaros tarsonémidos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

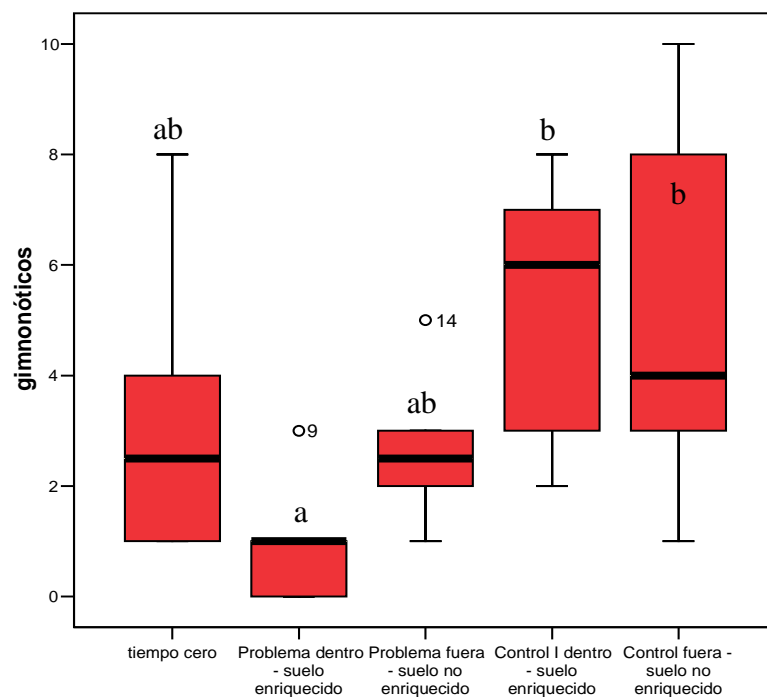


Figura V.24. Representación de la abundancia de ácaros oribátidos gimnonóticos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Febrero de 2004

Casi todos los grupos de microartrópodos edáficos estaban mejor representados en el experimento de febrero de 2004, por lo que los resultados fueron más fiables. En la Tabla V.7 se observan las abundancias medias de cada grupo de microartrópodos en cada nivel experimental, así como los resultados de los análisis estadísticos. Esta vez, todas las variables, excepto “otros artrópodos”, presentaron una distribución normal, por lo que se emplearon ANOVA.

GRUPO	TIEMPO 0	PROBLEMA		CONTROL		F	p
		DENTRO	FUERA	DENTRO	FUERA		
Isotómidos	95.50 a	549.67 c	264.83 ab	539.00 c	324.33 b	6.968	0.001
Poduromorfos	6.00 c	2.33 b	0.67 a	2.50 b	0.67 a	18.017	0.000
Esmintúridos	2.83 a	164.17 d	93.00 b	152.50 cd	102.83 bc	13.525	0.000
Oniquiúridos	4.50	3.17	6.00	1.83	4.33	1.981	0.128
Entomóbridos	1.00 b	0.00 a	0.00 a	0.00 a	0.00 a	7.500	0.000
Gamásidos	4.00	2.17	3.67	2.50	4.33	1.488	0.236
Acarídidos	4.50 a	10.33 b	5.50 a	13.33 b	5.33 a	6.599	0.001
Actinédidos	18.83 a	34.00 ab	22.17 a	48.33 b	44.17 b	6.570	0.001
Tarsonémidos	89.50 c	32.33 ab	21.83 a	40.67 ab	52.83 b	8.189	0.000
Oribátidos inferiores	1.83	4.33	3.50	2.33	2.00	1.460	0.244
Oribátidos gimnonóticos	2.17	3.17	3.17	4.33	4.33	0.682	0.611
Oribátidos poronóticos	10.50	9.50	12.17	10.83	10.83	0.083	0.987
Otros artrópodos*	6.33	2.17	3.50	8.00	12.17	10.171	0.038

Tabla V.7. Abundancias medias de los distintos grupos de microartrópodos en los distintos niveles experimentales y resultados del ANOVA o del análisis de Kruskal-Wallis para la variable no normal de otros artrópodos (señalada con asterisco) en el experimento realizado en febrero de 2004. En rojo los valores de $p < 0.05$. Distintas letras indican pertenencia a distintos niveles experimentales. Valores referidos a 400 g de suelo.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las medias para muchos de los taxones: colémbolos isotómidos, poduromorfos y esmintúridos, y ácaros acarídidos, actinédidos y tarsonémidos. Los colémbolos isotómidos, poduromorfos y esmintúridos y los ácaros acarídidos, presentaron abundancias significativamente mayores dentro de la jaula que fuera, tanto en los problemas como en los controles (Figuras V.25, V.26, V.27 y V.28).

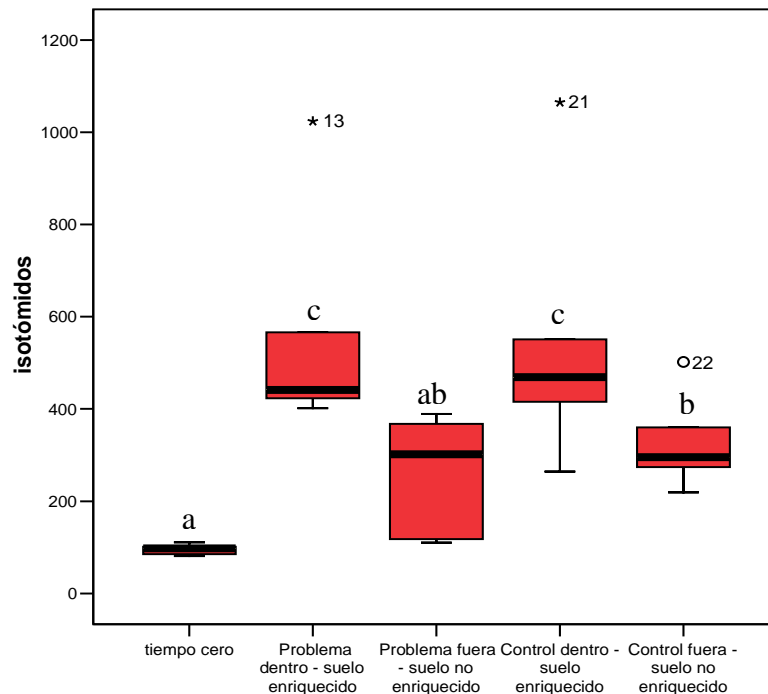


Figura V.25. Representación de la abundancia de colémbolos isotómidos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

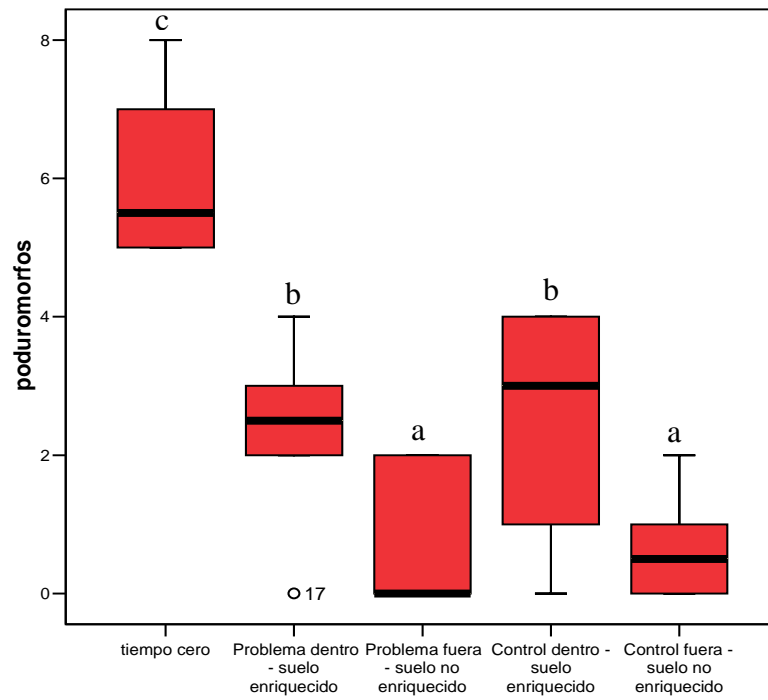


Figura V.26. Representación de la abundancia de colémbolos poduromorfos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

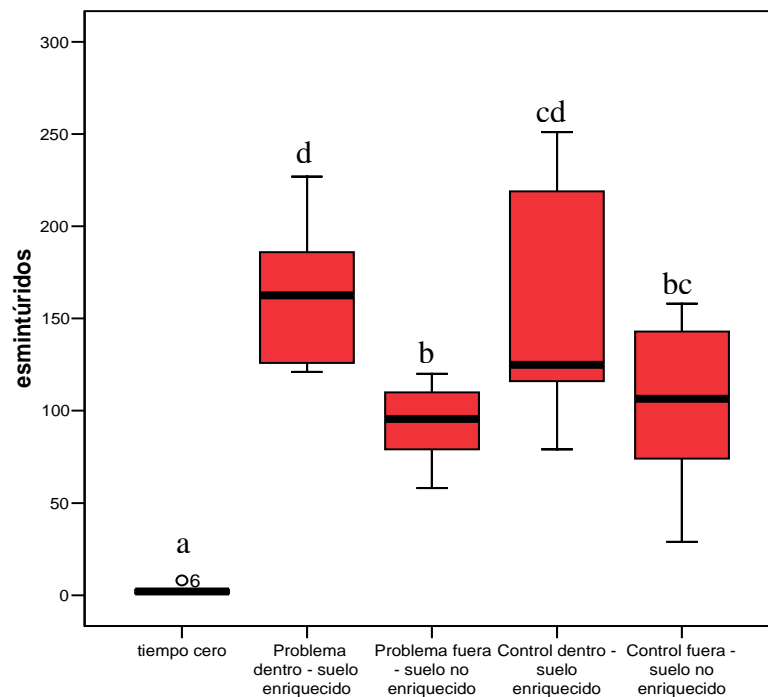


Figura V.27. Representación de la abundancia de colémbolos esminútidos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

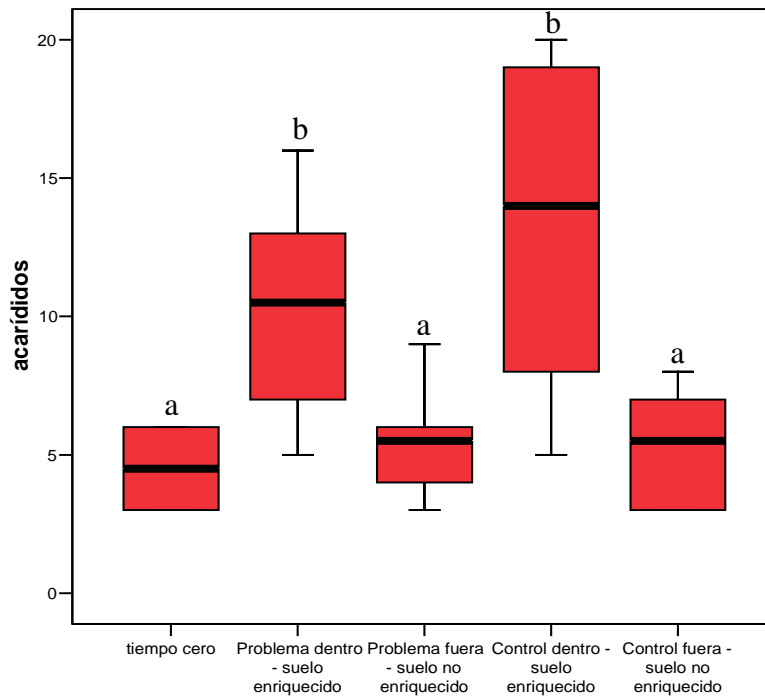


Figura V.28. Representación de la abundancia de ácaros acarididos, en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

En el caso de los isotómidos y de los esmintúridos (Figuras V.25 y V.27), las abundancias aumentan respecto al tiempo 0, tanto en los problemas como en los controles, y esos aumentos son mayores en las jaulas, tanto en los problemas como en los controles.

En el caso de los acarididos (Figura V.28) las abundancias a tiempo 0 y fuera de las jaulas, tanto en los problemas como en los controles son similares, pero hay un gran incremento dentro de las jaulas, tanto en los problemas como en los controles, quizá porque este grupo se vea favorecido por el aporte de los tres primeros centímetros del suelo.

En el caso de los poduromorfos se observa, sin embargo, que la abundancia natural a tiempo 0 es significativamente mayor que la abundancia durante el experimento, tal y como ocurrió en los demás experimentos realizados en laboratorio.

Pero en todos estos casos, la abundancia dentro de la jaula es siempre significativamente mayor que fuera. Por tanto, por primera vez en este estudio se invierte la pauta de comportamiento de los microartrópodos, que presentan tendencia a entrar en la jaula, haya o no lombrices en su interior.

Los ácaros actinédidos presentaron diferencias estadísticamente significativas sólo entre la abundancia de los controles y los problemas, siendo mayor en los controles, pero esas diferencias no se detectan entre la abundancia de fuera y dentro de la jaula en ningún caso, ni en los problemas ni en los controles (Figura V.29).

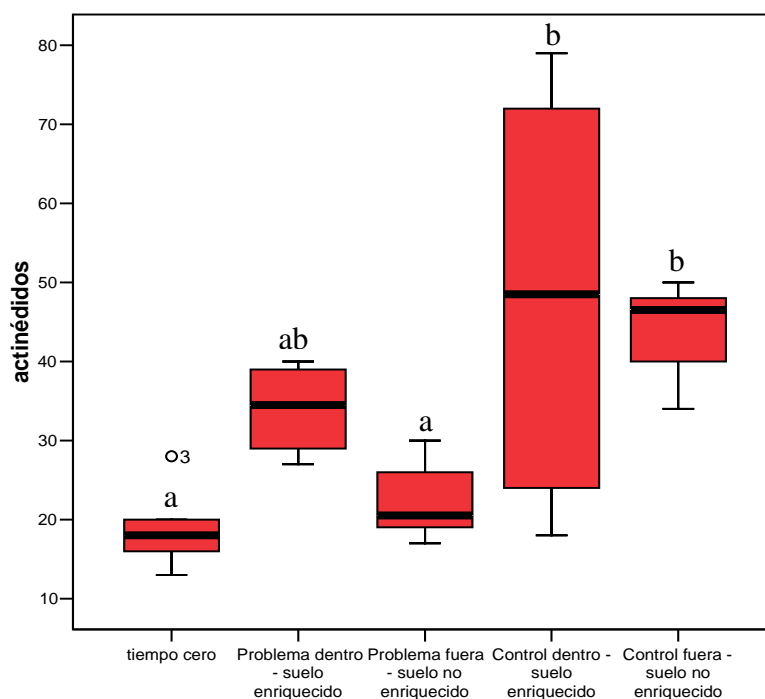


Figura V.29. Representación de la abundancia de ácaros actinédidos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Para los ácaros tarsonémidos (Figura V.30) las diferencias significativas entre las medias también se deben a que a tiempo 0 la abundancia fue significativamente mayor que durante el experimento, como ocurría con los poduromorfos.

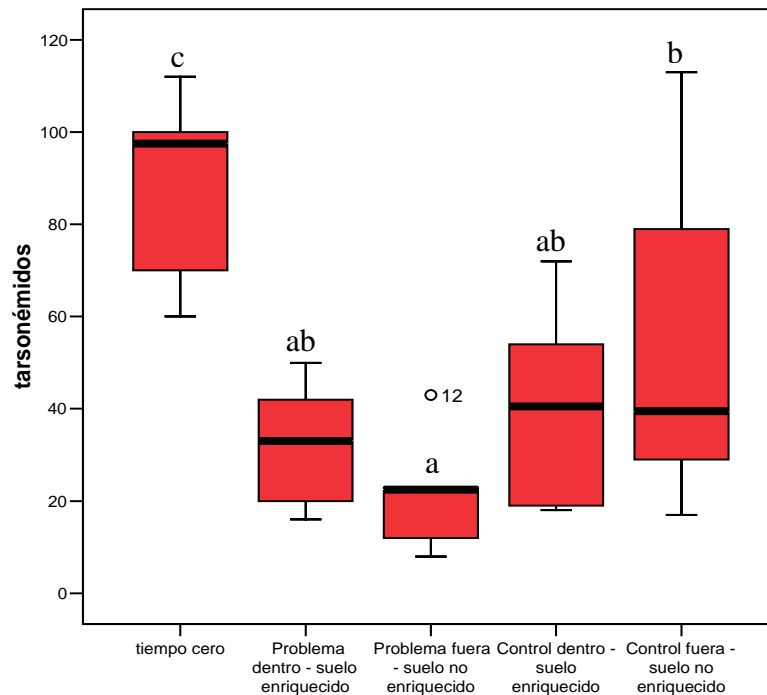


Figura V.30. Representación de la abundancia de ácaros tarsonémidos en los distintos niveles experimentales. Se muestran la mediana, los cuartiles y los valores extremos. Distintas letras indican niveles significativamente distintos.

Ninguno de los ácaros oribátidos presentó diferencias significativas entre ninguna de las medias de abundancia, es decir, las medias fueron similares en todos los compartimentos experimentales.

En conclusión, en el caso de los experimentos en microcosmos enriquecidos con material superficial de los tres primeros centímetros de suelo, los resultados fueron diferentes a los obtenidos en otros experimentos.

En general, los microartrópodos son igual de numerosos en los compartimentos con y sin lombrices, e incluso algunos grupos llegan a ser más abundantes dentro de la jaula, donde hay exceso de materia orgánica, a pesar de que en los problemas hay lombrices en su interior.

Parece bastante probable que el enriquecimiento con este material anule, al menos en parte, el efecto negativo de las lombrices, lo que sugiere que el suelo de los horizontes más superficiales puede ser un recurso alimenticio utilizado por los microartrópodos y por el que puede haber competencia en esta zona del perfil del suelo.

En la Figura V.31 puede verse un resumen gráfico de las abundancias de los grupos de microartrópodos en cada uno de los niveles experimentales así como a tiempo 0, obtenidas en el experimento realizado en febrero de 2004.

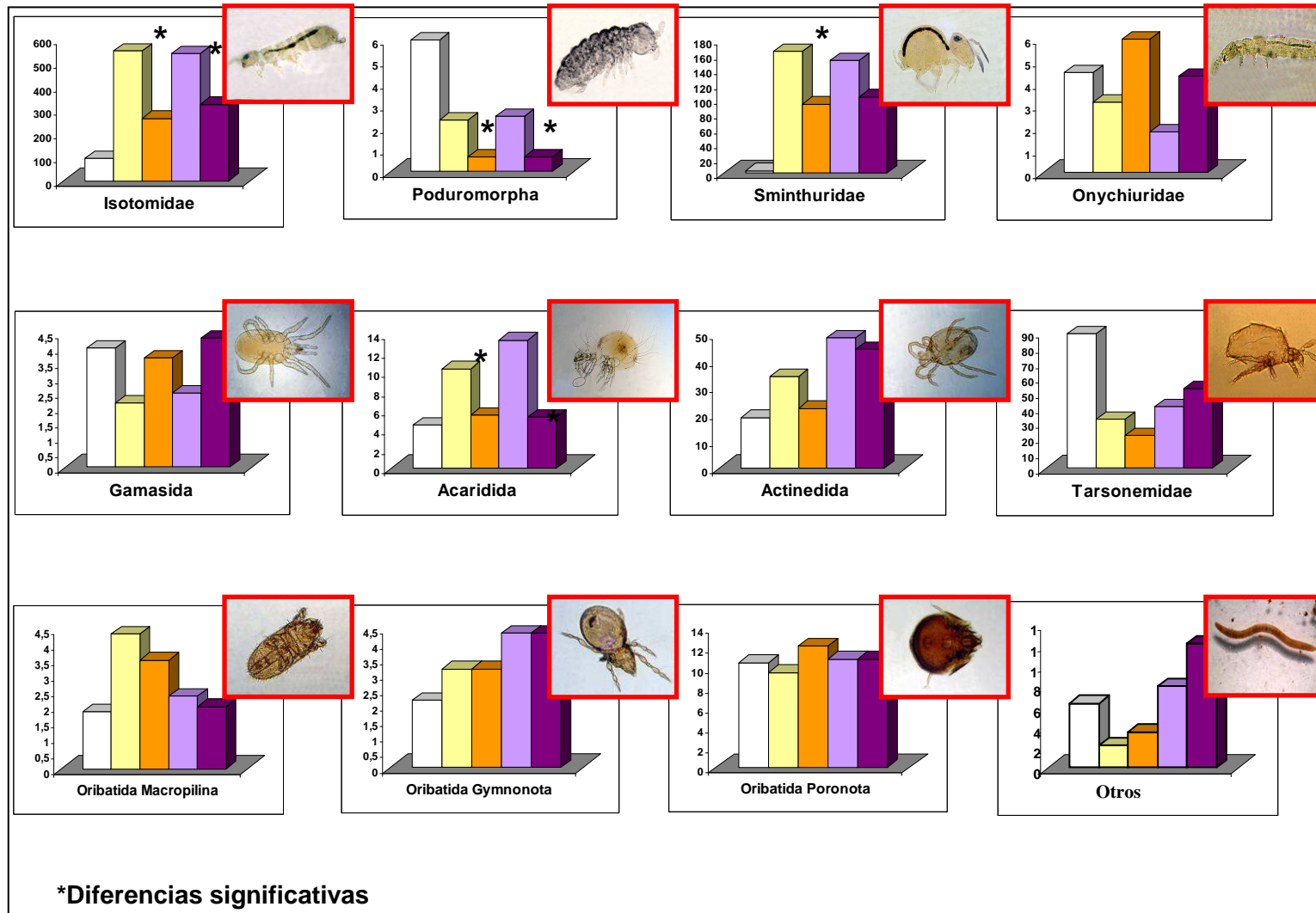


Figura V.31. Representación gráfica de las abundancias medias de distintos grupos de microartrópodos en los experimentos de suelo enriquecido con partículas de los tres primeros centímetros realizados en febrero de 2004.

LEYENDA:

- Tiempo 0
- Problema dentro
- Problema fuera
- Control dentro
- Control fuera

V.4. Discusión

En varios de los experimentos detallados en los capítulos anteriores se observó que *H. elisae* parecía tener, en ciertas circunstancias, una influencia negativa sobre la abundancia de las comunidades de microartrópodos de El Molar que generalmente son más abundantes en ausencia de lombrices. Esta influencia ya se había indicado para otras especies de lombrices por varios autores (Schew *et al.*, 1999; Migge, 2001; Maraun *et al.*, 2001) con resultados variables en función del tipo de fauna y del experimento (duración, condiciones, etc.).

Los mecanismos involucrados en esta relación negativa pueden ser de varios tipos, como perturbaciones físico-químicas, competencia o depredación. En este capítulo se han realizado diversos experimentos para abordar estas dos últimas posibilidades.

Experimentos de depredación

Para saber si *H. elisae* es un depredador activo o pasivo de microartrópodos es importante conocer el tipo de alimentación que presenta esta especie. Trabajos anteriores de nuestro grupo han aportado datos sobre las fracciones de suelo que *H. elisae* selecciona. Normalmente prefiere la fracción mineral de 50 a 250 μm y las partículas orgánicas mayores de 50 μm que corresponden a la fracción “materia orgánica libre” (Ruiz *et al.*, en prensa). Además, como se ha comentado en la introducción de este capítulo, se puede intuir algo de su alimentación a partir del contenido enzimático, pero estos datos no son concluyentes.

La mayoría de los trabajos sobre la alimentación de lombrices apuntan a una dieta detritívora, fungívora o microbívora (Edwards y Bohlen, 1996). Se ha señalado que las lombrices suelen ingerir, junto con el suelo, microflora edáfica, material vegetal y

hongos, aunque exista una selección de alimento variable según los hábitos alimenticios de cada especie de lombriz (Dash, 1986). Algunos autores (Pearce, 1978) han encontrado también en el contenido intestinal de varias especies de lumbrícidos restos de cutícula de artrópodos, junto con hongos y protozoos, así como quetas de nematodos y enquitreidos. Sin embargo, no hay que olvidar que el examen del contenido intestinal y de las heces es sólo una forma indirecta de conocer los hábitos nutricionales, ya que las lombrices ingieren suelo no sólo con fines alimenticios, sino también durante la construcción de galerías (Barley, 1959).

Migge (2001) también plantea que la fuerte disminución de la abundancia de microartrópodos observada en laboratorio pueda ser debida a la depredación de las lombrices sobre estados inmaduros de microartrópodos, como huevos o juveniles, ya que se sabe que las lombrices se alimentan selectivamente de acúmulos de materia orgánica en los que se acumulan los microartrópodos, lo que aumenta la probabilidad de ser ingeridos por las lombrices.

Los resultados obtenidos en los análisis del contenido intestinal de *H. elisae*, donde sólo se encontró un colémbolo poduromorfo, sugieren que la ingestión de microartrópodos por esta especie de lombriz probablemente sea solo esporádica y accidental. La ingestión de los microartrópodos más esclerotizados (como los ácaros oribátidos) parece poco probable, puesto que se habría encontrado algún resto de su cutícula que, por su mayor grosor, es difícil de degradar.

Los microartrópodos más blandos y menos esclerotizados o pigmentados, como algunos ácaros actinédidos juveniles y la mayoría de los colémbolos, podrían ser teóricamente ingeridos por la lombriz y digeridos muy rápidamente, sin que quedaran restos visibles en el contenido intestinal. Sin embargo, esta opción parece poco probable porque si la lombriz los ingiere habitualmente deberían haberse encontrado ejemplares o

sus restos en la molleja o en la parte anterior del intestino, donde todavía no habría dado tiempo a la digestión completa. De todos modos, para confirmar esta hipótesis sería interesante aplicar técnicas moleculares, como análisis de quitina o de ácidos nucleicos, que no han sido utilizadas en este trabajo.

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren, por tanto, que no parece probable que exista depredación activa de *H. elisae* sobre los ácaros y colémbolos de El Molar, aunque de forma esporádica podría darse la ingestión accidental con el suelo durante los procesos de alimentación o de construcción de galerías.

El hecho de que aparezcan microartrópodos en las heces de los microcosmos, parece ser fruto de la colonización posterior y no de la ingestión de los individuos por la lombriz, ya que el alto contenido en materia orgánica de las heces, junto con otras características, las hacen microhábitat adecuados para los microartrópodos. Esta hipótesis parece confirmarse, ya que no se ha encontrado ningún microartrópodo en las heces frescas recogidas en las placas Petri que no han estado en contacto con los microartrópodos del suelo natural, lo que impide que se produzca la colonización posterior.

A este respecto, Salmon y Ponge (1999, 2001) afirman que las heces de las lombrices de tierra son un recurso con alta capacidad trófica. Los microorganismos suelen ser más abundantes en las heces frescas que en el suelo de alrededor, lo que podría atraer a los colémbolos. Además, normalmente las heces y las paredes de las galerías son más ricas en nutrientes minerales (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , PO_4^{3-} , NO_3^-) y tienen mayor contenido en materia orgánica que el suelo de alrededor, ya que las lombrices excretan proteínas, glicoproteínas, urea, aminoácidos, vitaminas, glicósidos, etc., no sólo mediante las heces, sino también a través de los nefridios y como mucus epidérmico, que se considera una importante fuente de nitrógeno. Salmon (2001, 2004)

también observó que algunos colémbolos entomóbridos del género *Heteromurus* se ven atraídos por la mezcla de mucus y orina de la mayoría de las lombrices. Otros autores también afirman que las heces frescas de las lombrices tienen más biomasa microbiana y mayor contenido en nutrientes que el suelo, pero que con el tiempo estas propiedades van desapareciendo, resultando en valores incluso menores que el material no ingerido (Maraun y Scheu, 1996, Tiunov y Scheu, 2000). En una primera fase, las heces pueden beneficiar a los microartrópodos descomponedores, pero los cambios de calidad y disponibilidad trófica en las heces más maduras pueden hacer disminuir las abundancias de los microartrópodos que tendrían que adaptarse constantemente a las condiciones cambiantes (Migge, 2001). Este aspecto no ha podido comprobarse en este experimento, pues las heces se recogían cada día y por tanto todas eran igual de maduras, pero podría ser una de las causas de que los microartrópodos hayan desaparecido del suelo tratado por las lombrices en experimentos anteriores.

Además, algunas especies de lombrices fabrican estructuras edáficas denominadas “midden”, término difícil de traducir al español siendo la acepción clásica “complejos fecales”. Este término fue definido por Nielson y Hole (1964) como el conjunto de agregados de superficie producidos por las lombrices de tierra y formados por materia fragmentada que proviene del suelo defecado y de las galerías. En general, estas estructuras presentan mayor humedad y capacidad de retención de agua que el suelo, así como mayor cantidad de agregados, mejor aireación, enriquecimiento en exudados y complejos mucosacáridos producidos por las lombrices, mayor contenido en N y P soluble, una relación C/N menor, mayor grado de humificación y suelen estar enriquecidos con comunidades microbianas y hongos edáficos. Todas estas características podrían atraer a muchos tipos de oribátidos e incluso a pequeñas especies de lombrices o a sus estados inmaduros, tal y como afirman Hamilton y Sillman (1989).

Brown (1995) también describió todas estas influencias positivas específicas que los “middens” tienen sobre los microartrópodos.

Las heces de *H. elisae* también podrían tener teóricamente un efecto beneficioso para los microartrópodos que, en un primer momento, podrían verse atraídos, aunque dicho efecto podría ir desapareciendo con el tiempo.

Experimentos de competencia

Las relaciones de competencia son una constante en la naturaleza, y constituyen uno de los componentes básicos y más habituales de las redes tróficas en la mayoría de los ecosistemas. En el caso del sistema edáfico muchas de las relaciones entre los organismos también están basadas en la competencia, aunque este fenómeno ha sido muy poco estudiado en la mayoría de los grupos. Como se ha comentado en la introducción de este capítulo hay antecedentes bibliográficos suficientes para pensar que parece probable que las lombrices de tierra y los microartrópodos compitan por algún recurso trófico común (Dunger, 1991; McLean y Parkinson, 1998; Parkinson y McLean, 1998; Migge, 2001; Scheu *et al.*, 1999). Los experimentos realizados con suelo enriquecido en este trabajo parecen confirmar en parte esta hipótesis.

En los experimentos con microcosmos enriquecidos con suelo tamizado a 0.2 mm se observó que casi todos los grupos de microartrópodos tendían a seguir escapando de la jaula, es decir, del efecto negativo de las lombrices, a pesar del enriquecimiento con materia orgánica, mostrando preferencia por el suelo más pobre de fuera de la jaula sin lombrices.

Los ácaros oribátidos poronóticos, también mostraron tendencia a salir de la jaula en los controles de estos experimentos. Es posible que esta tendencia se deba a que se

trata de un grupo muy sensible a las perturbaciones y el simple hecho de aumentar la materia orgánica en los microcosmos podría suponer un cambio desfavorable para ellos.

Cuando los microcosmos se enriquecieron con suelo de los tres primeros centímetros, los resultados fueron totalmente diferentes. En estos experimentos los microartrópodos cambiaron su estrategia, y en vez de mostrar tendencia a salir de la jaula, donde estaban las lombrices, permanecieron en ella e incluso entraron desde el exterior. Esto sugiere que el enriquecimiento con este material anularía el efecto negativo de las lombrices, lo que lleva a pensar que el suelo de los horizontes más superficiales puede contener recursos alimenticios utilizados por ambos grupos que, añadidos en cantidad suficiente, limitan el efecto negativo y permiten la coexistencia, sin que las relaciones de competencia fueren el éxodo de ninguno de ellos.

Maraun *et al.* (2001) realizaron experimentos parecidos en campo añadiendo también distintas fuentes de carbono, nitrógeno y fósforo para detectar cómo afectaban a la abundancia de diversos grupos edáficos. Lombrices, nematodos y protozoos aumentaron sus abundancias con el aporte de carbono, mientras que ácaros y colémbolos disminuyeron. Estos autores consideran que los resultados indican la existencia de un efecto indirecto debido a la actividad de las lombrices, de modo que en zonas con un aporte extra de carbono la actividad de las lombrices es mayor, lo que inhibe la colonización del suelo por algunos grupos y facilita la de otros. Los protozoos y los nematodos se benefician de la actividad de las lombrices, a pesar de que algunos autores señalan que forman parte de su dieta, pues éstas aumentan la humedad y la población microbiana de la que se alimentan aquellos. Los ácaros y los colémbolos, en cambio, se ven perjudicados por las perturbaciones inducidas por las lombrices, que contrarrestan el efecto positivo que, en principio, podría provocar el aporte de alimento y el aumento de la población microbiana. No se puede descartar, por tanto, que un

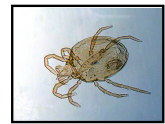
efecto perturbador de tipo físico también influya en las relaciones entre ambos grupos con independencia de que pueda establecerse o no competencia por algún tipo de recurso alimenticio.

Por tanto, el problema puede ser mucho más complejo de lo que pudiera parecer en un principio, y las interrelaciones entre las lombrices de tierra y los microartrópodos podrían ser el resultado de múltiples procesos que interactúan unos con otros y que pueden llevar a resultados diferentes en función de las circunstancias concretas de cada momento y lugar. De modo que, aunque los estudios de redes tróficas son necesarios para entender la estructura de la biota en el sistema edáfico (Shaefer, 1995), las relaciones entre especies pueden darse también a un nivel no trófico, por ejemplo, a nivel de estructura física de hábitat (Salmon *et al.*, 2005).

En general, el número de estudios que investigan los efectos de la manipulación de los recursos en las redes tróficas en el suelo es bajo (Maraun *et al.* 2001). Además, los experimentos no suelen ser lo suficientemente duraderos en el tiempo como para que se puedan detectar efectos indirectos en las redes tróficas, y en la mayoría de los casos sólo consideran un número limitado de taxones. Se trata por tanto de uno de los campos de estudio pendientes en Zoología del Suelo.

En el presente estudio se plantea la posibilidad de que exista una relación de competencia entre dos de los grupos edáficos más importantes y que dicha competencia se establezca por recursos alimenticios procedentes de la parte más superficial del suelo. No obstante, es necesario profundizar en estos aspectos y seguir realizando estudios que permitan confirmar esta hipótesis y quizás establecer redes con estructuras tróficas más amplias, considerando otros grupos implicados, para así poder vislumbrar algo más sobre la complejas relaciones entre los microartrópodos y las lombrices de tierra.

CAPÍTULO VI



RESUMEN Y CONCLUSIONES

En este trabajo se ha investigado la influencia de la lombriz de tierra *H. elisae* sobre los microartrópodos edáficos de una parcela del municipio de El Molar (Madrid), tanto en condiciones de laboratorio como en campo. El objetivo del trabajo también consistía en averiguar qué tipo de mecanismos estaban implicados en la relación entre estos dos grupos edáficos. Para abordar dichos objetivos, se han realizado diversos tipos de estudios en laboratorio, utilizando micro y mesocosmos, y en campo, en condiciones naturales.

En general, en gran parte de los experimentos de laboratorio realizados se observó un efecto negativo de la presencia de *H. elisae* sobre la abundancia de muchos grupos de microartrópodos. Este efecto negativo se dio en aquellos experimentos en los que el espacio donde convivían ambos grupos era pequeño y el tiempo de cultivo limitado.

Los primeros experimentos realizados, denominados experimentos iniciales, se llevaron a cabo en laboratorio, con el fin de observar si existía o no un efecto de *H. elisae* sobre los microartrópodos. En este primer tipo de experimento muchos de los grupos de microartrópodos fueron generalmente más abundantes en ausencia de lombrices en la mayoría de las estaciones del año, tanto en los experimentos iniciales de tipo I, con jaula (**InTI**), como en los de tipo II, sin jaula (**InTII**).

Seguidamente se llevaron a cabo experimentos de defaunación, también en laboratorio, con el fin de confirmar los resultados anteriores y observar los movimientos de los microartrópodos en presencia o en ausencia de las lombrices. Los resultados confirmaron el efecto desfavorable de *H. elisae* sobre los microartrópodos ya que, cuando los microartrópodos y las lombrices estaban en distintos compartimentos (experimentos de defaunación de tipo I, **DefTI**), la mayoría de los grupos de los microartrópodos no colonizaron el suelo cuando había lombrices, pero sí cuando no las había. Mientras que cuando las lombrices y los microartrópodos estaban inicialmente

juntos en el mismo compartimento (experimentos de defaunación de tipo II, **DefTII**), casi todos los grupos de microartrópodos mostraron tendencia a escapar de la presencia de la lombriz.

Por tanto, en estos dos tipos de experimentos (iniciales y de defaunación) se pudo observar que existía un efecto negativo de *H. elisae* sobre muchos de los grupos de microartrópodos.

Entre los colémbolos destacaron numéricamente los isotómidos, que generalmente presentaron mayores abundancias en ausencia de lombrices de forma estadísticamente significativa en casi todos los casos. Los poduromorfos, aunque fueron el grupo más abundante numéricamente en condiciones naturales, presentaron fuertes descensos de abundancia en casi todos los experimentos, posiblemente porque alguna de las condiciones utilizadas en los cultivos les resultó desfavorable. Por tanto, no pueden obtenerse conclusiones del todo fiables para este grupo. Aún así los poduromorfos mostraron la misma tendencia que los isotómidos. Las otras familias principales de colémbolos, (oniquiúridos, entomóbridos y esmintúridos) presentaron abundancias variables. En algunos casos fueron demasiado bajas para observar tendencias significativas, pero cuando su número fue algo mayor, las tendencias fueron similares a las de los isotómidos, es decir, casi siempre más abundantes en ausencia de lombrices.

En lo referente a los ácaros, se ha observado el mismo efecto sobre casi todos los grupos, siendo los gamásidos, actinédidos y oribátidos los que presentan tendencias más claras y significativas, casi siempre más abundantes sin lombrices.

Sin embargo, en algunos experimentos y observaciones de este trabajo, la influencia negativa de *H. elisae* sobre los microartrópodos no ha quedado tan clara.

Se realizaron experimentos de larga duración, también en laboratorio, que introdujeron otros factores aparte del efecto de las lombrices, como la capa del suelo o

el tiempo de duración del experimento, que también pueden influir sobre la distribución de los microartrópodos. Los resultados de estos experimentos fueron confusos, encontrando tendencias diferentes para los distintos grupos de microartrópodos. Así, algunos grupos fueron más abundantes en presencia de lombrices y otros en su ausencia, pero este efecto normalmente fue ligado al tiempo, siendo los microartrópodos, en general, más abundantes a la mitad del experimento (a los 60 días).

Parece que la perturbación de las lombrices no afecta igual a todos los grupos, ya que mientras algunos coexistían con las lombrices y parecían adaptarse a su perturbación, otros, más sensibles, disminuían o desaparecían. Es posible que algunos microartrópodos traten de escapar al efecto de las lombrices sólo cuando la perturbación física o la competencia sea lo suficientemente importante y, por tanto, las abundancias máximas se den a niveles intermedios de la actividad de las lombrices.

Por tanto, en estos experimentos se observó que es posible que el tiempo de coexistencia determine el momento en el que la perturbación o la competencia por el alimento empieza a ser limitante para cada grupo. Además, no hay que olvidar que la estructura del experimento y la alta mortalidad de lombrices fueron grandes limitaciones y que el efecto, que en principio parece positivo, de la presencia de la lombriz sobre algunos microartrópodos, puede ser simplemente una consecuencia de su alta mortalidad debido al microambiente que se crea con la cadaverización.

Ese mismo efecto de cadaverización pudo afectar los resultados del experimento realizado en campo. Este experimento se realizó para ver si el efecto observado en los experimentos de laboratorio se mantenía en condiciones naturales. Los resultados obtenidos no mostraron diferencias significativas entre las abundancias de microartrópodos con o sin lombrices, excepto para los isotómidos, que fueron más abundantes en presencia de lombrices. Sin embargo, muchos de los grupos fueron más

abundantes sin lombrices, aunque no de forma estadísticamente significativa. Además, como ya se ha comentado, se produjo una alta mortalidad de las lombrices, como sucedió en los experimentos de larga duración, lo que podría haber enmascarado los resultados debido, de nuevo, al efecto de la cadaverización.

El otro estudio realizado en campo sobre distribución horizontal tampoco proporcionó unos resultados concluyentes, aunque sí mostró ciertas tendencias que pueden tenerse en cuenta. Este estudio se llevó a cabo en la parcela de campo de El Molar con el fin de conocer la composición de los grupos de microartrópodos más importantes así como su distribución horizontal en función de la presencia de las distintas especies de lombrices. Tanto lombrices como microartrópodos presentaron una distribución agregada y muy heterogénea, sobre todo los microartrópodos. Los resultados obtenidos a partir de los distintos análisis estadísticos, parecen mostrar una influencia negativa de la presencia de las lombrices totales sobre la abundancia de microartrópodos. Las distintas técnicas utilizadas llegaron a distinguir dos grupos de cuadrículas, un grupo con alta abundancia de microartrópodos y baja presencia de lombrices, y otro grupo de cuadrículas con baja abundancia de microartrópodos y alta presencia de lombrices. Sin embargo, estos resultados no estaban demasiado definidos, ya que hay que tener en cuenta las limitaciones del diseño experimental y de las técnicas de tratamiento de datos que se han utilizado. Además, no puede descartarse que los factores físico-químicos también tuvieran un papel importante en la distribución de las comunidades de microartrópodos de la parcela.

En el último capítulo de este trabajo se intentó averiguar las posibles causas que pueden desencadenar el efecto negativo de *H. elisae* sobre los microartrópodos observado en los experimentos de laboratorio de duración más corta. Con el fin de observar si *H. elisae* ingiere o no microartrópodos se estudió el contenido del tubo

digestivo y de las heces de *H. elisae*. Los resultados indicaron que no parece producirse una ingestión activa de microartrópodos por parte de la lombriz, ya que solamente se encontró un microartrópodo en la molleja de un ejemplar de *H. elisae*. Sí se encontraron, en cambio, microartrópodos en las heces de *H. elisae*, lo que sugiere que seguramente se produzca una colonización posterior, al tener las heces de la lombriz una alta calidad trófica.

Por último, con el fin de comprobar si *H. elisae* y los microartrópodos competían por algún recurso trófico, se realizaron experimentos de competencia, en los que se añadieron dos tipos distintos de posibles recursos, suelo tamizado a 0.2 mm y suelo procedente de los tres primeros centímetros del perfil. Los resultados obtenidos sugieren que probablemente las lombrices y los microartrópodos de El Molar puedan competir por algún tipo de recurso situado en los tres primeros centímetros del perfil del suelo, ya que al añadir este tipo de suplemento, el efecto negativo de *H. elisae* sobre los microartrópodos parecía anularse.

Por tanto, una de las causas más probables del efecto negativo que presenta *H. elisae* sobre los microartrópodos, en las condiciones experimentales de este trabajo, puede ser la competencia por algún recurso, seguramente trófico, procedente de la parte más superficial del suelo. Este efecto negativo directo se produciría sólo sobre algunos de los grupos de microartrópodos, los detritívoros, fungívoros o microvívoros (básicamente colémbolos y ácaros oribátidos y acarídeos), porque seguramente las lombrices puedan acceder a ese recurso más eficazmente al ser de mayor tamaño, en detrimento de esos grupos de microartrópodos que resultarían perjudicados. Sobre los microartrópodos depredadores (básicamente ácaros gamásidos y muchos actinédidos), el efecto que se produciría sería de tipo indirecto, al concentrarse estos grupos en los puntos más ricos en fauna edáfica de la que se alimentan. Por tanto, su mayor

abundancia en ausencia de lombrices podría explicarse por la alta abundancia de los colémbolos también en ausencia de lombrices.

Algunos grupos como los oribátidos, especialmente sensibles a las perturbaciones, podrían verse afectados, además de por la competencia, por las modificaciones físico-químicas inducidas por las lombrices, ya que a este grupo puede afectarles en mayor grado que al resto el microambiente creado por las lombrices.

Por tanto, no se puede descartar que la perturbación física también influya en las relaciones entre ambos grupos, independientemente de que exista competencia por algún tipo de recurso alimenticio. La distribución de los microartrópodos en los suelos tratados o no tratados por lombrices puede variar en función de las condiciones ambientales. Esto podría explicar, al menos parcialmente, la alta variación de los resultados obtenidos por los diferentes autores según el tipo de experimento, las especies utilizadas, los lugares de muestreo o las condiciones ambientales.

Por tanto, el problema puede ser mucho más complejo de lo que podría parecer en un principio, y las relaciones entre las lombrices de tierra y los microartrópodos podrían ser el resultado de diversas causas que pueden llevar a distintos resultados en función de las circunstancias concretas de cada momento y lugar.

Las principales conclusiones que pueden extraerse en este trabajo son las siguientes:

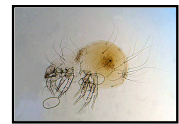
- 1- La lombriz de tierra *H. elisae* suele presentar, en condiciones experimentales, una influencia negativa sobre la abundancia de la mayoría de los grupos de microartrópodos edáficos de El Molar (Madrid) durante todo el año.

- 2- La presencia de *H. elisae* influye negativamente sobre la capacidad de colonización o la movilidad de los microartrópodos en condiciones experimentales.
- 3- Algunos grupos de microartrópodos se sitúan, mayoritariamente, en las capas más superficiales del suelo (isotómidos, gamásidos, actinédidos, oribátidos) y otros en las capas más profundas (poduromorfos, oniquiúridos).
- 4- La mayoría de los grupos fueron más abundantes a mitad del experimento de larga duración (a los 60 días), cuando la perturbación provocada por las lombrices o por otros organismos edáficos es intermedia, lo que podría confirmar la denominada “hipótesis ecológica de la perturbación intermedia”.
- 5- Los colémbolos poduromorfos tienden a disminuir drásticamente en todas las condiciones experimentales utilizadas en este trabajo.
- 6- Los gamásidos presentaron mayor abundancia al final del experimento de larga duración (a los 120 días), debido quizás a que se trata de un grupo que depreda sobre los demás microartrópodos.
- 7- La alta mortalidad de las lombrices y el efecto de la cadaverización provocó resultados confusos respecto a la tendencia de los microartrópodos, existiendo grupos más abundantes en los problemas y grupos más abundantes en los controles.
- 8- El efecto de las lombrices sobre los microartrópodos posiblemente dependa del tiempo y de la especie concreta de microartrópodo.
- 9- El efecto negativo de *H. elisae* sobre los microartrópodos observado en algunos experimentos de laboratorio, no se mantiene en el experimento de campo, probablemente debido a la elevada mortalidad de las lombrices y al efecto de la cadaverización.

- 10- Tanto las lombrices como los microartrópodos presentaron una distribución de tipo agregada en la parcela de estudio de El Molar.
- 11- La especie de lombriz más abundante en la parcela de El Molar es *Hormogaster elisae*, seguida por *Allolobophora rosea* y *Allolobophora caliginosa trapezoides*.
- 12- *H. elisae* ocupa sobre todo la zona superior derecha e inferior izquierda de la parcela, *A. rosea* la zona superior izquierda y *A. caliginosa* la zona inferior derecha.
- 13- Las otras tres especies de lombrices encontradas, *Microscolex dubius*, *Microscolex phosphoreus* y *Octodrilus complanatus*, son muy poco abundantes y sólo aparecen de forma puntual cerca del arroyo.
- 14- Entre los colémbolos el grupo de los poduromorfos fue el más abundante en la zona, seguido por las familias isotómidos, oniquiuridos y esmintúridos, que fue la familia menos abundante.
- 15- Entre los ácaros se encontraron representantes de los cuatro subórdenes edáficos principales. Los más abundantes y diversos fueron los oribátidos, seguidos de los actinédidos, gamásidos y acarídidos.
- 16- La distribución de los microartrópodos varió según el grupo, pero para la mayoría se distinguieron gráficamente dos zonas con abundancias muy altas, la zona superior izquierda y la zona inferior derecha de la parcela.
- 17- Las abundancias de microartrópodos fueron en general mayores en las cuadrículas sin lombrices.
- 18- En el análisis de componentes principales se observó que el eje I, que acumulaba el mayor porcentaje de la varianza, separaba las variables de los microartrópodos y las de las lombrices.

- 19- Los análisis de clúster permiten distinguir dos grupos de cuadrícula, uno con abundancias altas de microartrópodos y otro con abundancias bajas.
- 20- Parece existir una relación negativa entre la abundancia de microartrópodos y la cantidad de cuadrículas con lombrices.
- 21- Los resultados del muestreo no permiten asegurar que la distribución de microartrópodos esté influenciada exclusivamente por la presencia de lombrices de tierra, por lo que no puede descartarse que la distribución también dependa de factores ambientales físico-químicos.
- 22- En el contenido intestinal de *H. elisae* sólo se encontró un colémbolo poduromorfo, lo que sugiere que la ingestión de microartrópodos por esta especie de lombriz probablemente sea esporádica y accidental.
- 23- En las heces de *H. elisae* en contacto con suelo natural se encontraron ejemplares de distintos grupos de microartrópodos, mientras que en las heces aisladas en placas Petri no se encontró ninguno, lo que sugiere que se ha producido una colonización posterior debido seguramente a la alta calidad trófica de las heces.
- 24- El suelo tamizado a 0.2 mm no parece constituir una fuente de alimento por la que puedan competir *H. elisae* y los microartrópodos.
- 25- *H. elisae* y los microartrópodos de El Molar parecen competir por algún recurso trófico situado en los tres primeros centímetros del perfil del suelo.
- 26- La competencia por algún tipo de recurso alimenticio podría ser una de las causas de la relación negativa entre *H. elisae* y los microartrópodos de El Molar en condiciones experimentales, pero no se puede descartar que un efecto perturbador de tipo físico también influya en las relaciones entre ambos grupos.

CAPÍTULO VII



BIBLIOGRAFÍA

VII. Bibliografía

- Anne P. (1945) Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Annales de Agronomie* **2**: 162-172.
- Álvarez J. (1977) El género *Hormogaster* en España. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental* **9**: 27-35.
- Barley K. P. (1959) The influence of earthworms on soil fertility II. Consumption of soil and organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). *Australian Journal of Agricultural Research* **10**: 179-185.
- Bayoumi B. M. (1978) Significance of the microhabitat on the distribution of oribatid mites in oak-hornbeam mixes forest. *Opusc. Zool.* **15**: 51-59.
- Bhatnagar T. (1975) *Lombriciens et humidification: Un aspect nouveau de l'incorporation microbienne d'azote induite par les vers de terre. En Biodégradation en Humification*. G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey, J A Cancela de Fonseca, eds. pp. 169-182. Pierron, Sarreguemines.
- Bocard D., Legendre P., Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73** (3): 1045-1055.
- Bonkowski M., Schaefer M. (1997) Interactions between earthworms and soil protozoa- A trophic component in the soil food web. *Soil Biology and Biochemistry* **29**: 499-502.
- Bouché M. B. (1972) Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. *Annales de Zoologie Écologie Animale*, Paris INRA **72**:1-671.
- Bouché M. B. (1975) Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. En : *Biodégradation el Humification*. K.Gilbertus, O. Reisinger,

- A. Mourey y J. A. Cancela da Fonseca, eds. pp. 157-168. Pierron, Sarruguemines.
- Bouché M B (1977) Stratégies lombriciennes. En: Soil Organisms as Components of Ecosystems (U. Lohm y T. Persson, eds). Ecological Bulletin (Stockholm) **24**: 122-132.
- Brown G. G. (1995) How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil* **170**: 209-231.
- Brown G. G., Feller C., Blanchart E., Deleporte P., Cheryanskii S. S. (2003) With Darwin, earthworms turn intelligent and become human friends. *Pedobiologia* **47** (5-6), 924-933.
- Bruckner A., Wright J., Kampichler C., Bauer R., Kandeler E. (1995) A method of preparing mesocosms for assessing complex biotic processes in soils. *Biology and Fertility of Soils* **19**: 257-262.
- Campos R., Jimenez J., Trigo D., Ramajo M., Gutiérrez C. (2002) Phoretic association of *Steinernema feltiae* (Nematoda) with *Eisenia fetida* (Annelida). Fourth International Congress of Nematology, Tenerife (España). *Nematology* **2** (4) 194.
- Cobolli Sbordoni M., De Matthaeis E., Alonzi A., Matoccia M., Omodeo P. y Rota E. (1992) Speciation, genetic divergence and paleogeography in the Hormogastridae. *Soil Biology and Biochemistry* **24** (12): 1213-1221.
- Connell J. H. (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Darwin C. (1881) *The formation of vegetable mould through the action of worms, with observation of their habits*. Ed. Murray, Londres.

- Dash M. C., Sepanati B. K., Mishra C. C. (1980) Nematode feeding by tropical earthworms. *Oikos* **34**: 322-325.
- Dash H. K., Beura B. N., Dash M. C. (1986) Gut load, transit time, gut microflora and turnover of soil, plant and fungal material by some tropical earthworms. *Pedobiologia* **29**: 13-20.
- Daget P. H., Godron M. (1982) *Analyse de L'écologie des espèces dans les communautés*. Ed Masson. Paris, 163 pp.
- Díaz Cosín D., Moreno A. G. (1985) Lombrices de tierra de algunas zonas de la provincia de Madrid. (España central). *Trabajos Compostelanos de Biología* **12**: 41-55.
- Díaz Cosín D. J., Moro R. P., Valle J. V., Garvín M. H., Trigo D., Jesús J. B. (1996) Producción de heces de *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae) en diferentes tipos de cultivos en laboratorio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* **92** (1-4): 177-184.
- Díaz Cosín D. J., Ruiz M. P., Garvín M. H., Ramajo M., Trigo D. (2002) Gut load and transit time in *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in laboratory cultures. *European Journal of Soil Biology* **38**: 43-46.
- Dindal D. L. (1990) *Soil Biology Guide*. Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons. New York.
- Doube B. M., Brown G. G. (1998) Life in a complex community: functional interactions between earthworms, organic matter, microorganism and plants. En: *Earthworm Ecology*. Edwards C. A. ed. St Lucie Press, Boca Raton, pp. 179-211.

- Dunger W. (1991) Zur Primärsukzession humiphager Tiergruppen auf Bergbauflächen. *Zoologisches Jahrbuch der Systematik* **118**:423-447.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. (1996) *Biology and Ecology of Earthworms*. Chapman & Hall, Londres, 426 pp.
- Ferrán M. (1999) *SPSS para Windows. Programación y análisis estadístico*. Mc Graw Hill. Madrid, 580 pp.
- Flack F. M., Hartenstein R. (1984) Growth of the earthworm *Eisenia fetida* on microorganisms and cellulose. *Soil Biology and Biochemistry* **16**: 491-495.
- Garvín M. H. (1995) *Efecto de la lombriz de tierra Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae) sobre la mineralización del carbono y el nitrógeno del suelo en sistemas cerrados*. Tesina de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid, 75 pp.
- Garvín M. H. (2000) *Contribución al conocimiento de la biología de Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 196 pp.
- Garvín M. H., Trigo D., Díaz Cosín D. J. (1999) Some data on the reproductive biology of *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae) *Pedobiologia* **43**: 830-834.
- Garvín M. H., Lattaud C., Trigo D., Lavelle P. (2000) Activity of glycolytic enzymes in the gut of *Hormogaster elisae*, Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae). *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 929-934.
- González E. (1994) *Faunística y ecología de las lombrices de tierra del sureste español*. Universidad Complutense de Madrid. Tesis doctoral, 223 pp.

- Gutiérrez M., Ramajo M., Jesús J. B., Díaz D. J. (2003) The effect of *Hormogaster elisae* (Hormogastridae) on the abundance of soil Collembola and Acari in laboratory cultures. *Biology and Fertility of Soils* **37**: 231-236.
- Hair J. H., Anderson R. E., Tatham R. L., Black W. C. (1995) *Multivariate data analysis with readings*. New Jersey, Prentice Hall, 4ª Edición.
- Hale W. G. (1971) Colémbolos. En: *Biología del Suelo*. Burgues A., Raw F. eds. Ediciones Omega, Barcelona, pp 463-479.
- Hamilton W. E., Silman D. Y. (1989) Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils* **8**: 279-284.
- Hernández P., Gutiérrez M., Ramajo M., Trigo D., Díaz Cosín D. J. (2003) Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain). *Pedobiologia* **47** (5-6): 568-573.
- Hernández P. (2005) *Estudio de la distribución horizontal de Hormogaster elisae (Oligochaeta, Hormogastridae) y de los factores que la regulan*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 241 pp.
- Huflejt T., Karwowski A. J. (1993) Methods for the investigation of the spatial distribution of the soil fauna. En: *Methods in Soil Zoology*. Górny M., Grüm L. eds. Elsevier, Warszawa, Polonia, pp 70-337.
- Huhta V., Wright D. H., Coleman D. C. (1989) Characteristics of defaunated soil I. A comparison of three techniques applied to two different forest soils. *Pedobiologia* **33**: 417-426.
- Huston M. A. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-101.
- Huston M. A. (1994) *Biological Diversity – The Coexistence of Species*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Jesús J. B. (1986) *Lombrices de tierra del Valle de El Paular*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 478 pp.
- Jesús J. B., Fernández B., Gutiérrez M. (2002) Lombrices de tierra de la Comunidad de Madrid (España). II. Géneros *Eisenia*, *Eiseniella*, *Eiseniona*, *Lumbricus*, *Octodrilus*, *Octolasion*, *Hormogaster*, *Microscolex*, *Eukerria* y *Ocnerodrilus* (Annelida, Oligochaeta). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, **97** (1-4): 61-69.
- Jordana R., Arbea J. I. (1989) Clave de identificación de los géneros de colémbolos de España (Insecta: Collembola). *Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra, Serie Zoológica*, **19**: 1-16 + 16 lám.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**: 373-386.
- Killham K. (1994) *Soil Ecology*. Cambridge University Press, Londres.
- Koehler H. H. (1997) Mesostigmata (Gamasina, Uropodina), efficient predators in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, **62**: 105-117.
- Krantz G. W. (1978) *A Manual of Acarology*. Oregon State University Book Stores, Inc.
- Lagerlöf J., Lofs-Holmin A. (1987) Relationships between earthworms and soil mesofauna during decomposition of crop residues. En: *Soil Fauna and Soil Fertility*. Strganova B. R. ed. Nanka, Moscow, pp. 377-381.
- Lavelle P. (1979) Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* **16** (1):85-101.
- Lavelle P. (1988) Earthworms activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils* **6**: 237-251.

- Lavelle P., Zaidi Z., Schaefer R. (1983) Interactions between earthworms, soil organic matter and microflora in an African savanna soil. En: *New Trends in Soil Biology*. Lebrun P., Andre A. M., De Medts A., Gregoire-Wibo C., Wauthy G. eds. Dieu-Brichard, Louvain-LaNeuve, Belgium, 253-259 pp.
- Lavelle P., Spain A. V. (2001) *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht / Boston / London, 654 pp.
- Lawton J. H. (1994) What do species do in ecosystems? *Oikos* **71** (3) 367-374 pp.
- Lee K. E. (1985) *Earthworms. Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press, Sydney, Australia, 411 pp.
- Legendre P. (1993) Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology* **74** (6): 1659-1673.
- Loksa I. (1978) Microhabitate und ihre Bedeutung für die Verteilung der Collembolengemeinschaften in einem Haibucheneichenbestand. *Opusc. Zool.* **15**: 93-117.
- Loranger G., Ponge J. F., Blanchart E., Lavelle P. (1998) Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biology and Fertility of Soils* **27**: 21-26.
- Maraun M., Scheu S. (1996) Seasonal changes in microbial biomass and activity in leaf litter layers of beech (*Fagus sylvatica*) forest on a basalt-limestone gradient. *Pedobiologia* **40**: 21-31.
- Maraun M., Migge S., Schaefer M., Scheu S. (1998) Selection of micro fungal food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari) from two different beech forests. *Pedobiologia* **42**: 232-240.
- Maraun M., Alpei J., Bonkowski M., Bury R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S. (1999) Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae):

- microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil. *Pedobiologia* **43**: 276-287.
- Maraun M., Alpei J., Beste P., Bonkowski M., Bury R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S. (2001) Indirect effects of carbon and nutrient amendments on the soil meso- and microfauna of a beechwood. *Biology and Fertility of Soils* **34**: 222-229.
- Maraun M., Salamon J.-A., Schneider K., Schaefer M., Scheu S. (2003 a) Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology and Biochemistry* **35**: 1387-1394.
- Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S. (2003 b) Adding to “the enigma of soil animal diversity”: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* **39**: 85-95.
- Marinissen J. C. y Bok J. (1988) Earthworm-amended soil structure: Its influence on Collembola populations in grassland. *Pedobiologia* **32**: 243-252.
- Más Hernández (1992) *Atlas de la Comunidad de Madrid*. Consejería de Política Territorial. Comunidad de Madrid, 88 pp.
- McLean M. A., Parkinson D. (1998) Impacts of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* on oribatid mite community diversity and microarthropod abundances in pine forest floor: a mesocosm study. *Applied Soil Ecology* **7**: 125-136.
- McLean M. A., Parkinson D. (2000) Introduction of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* changes the oribatid community and microarthropod abundances in a pine forest. *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 1671-1681.

- Mendez R., Borges S., Betancourt C. (2003) A microscopical view of the intestine of *Onychochaeta borincana* (Oligochaeta: Glossoscolecidae). *Pedobiologia* **47**: 900-903.
- Michaelson W. (1928) Oligochaeta. En: *Handbuch der Zoologie* (2). Kükenthal W., Krumbach T. eds. Berlin y Leipzig, pp. 1-118.
- Migge S. (2001) *The effect of earthworm invasion on nutrient turnover, microorganisms and microarthropods in Canadian aspen forest soil*. Tesis Doctoral. Cuvillier Verlag Göttingen, 131 pp.
- Migliorini M., Fanciulli P. P., Bernini F. (2003) Comparative analysis of two edaphic zoocoenoses (Acari Oribatida; Hexapoda Collembola) in the area of Orio al Serio Airport (Bergamo, norther Italy). *Pedobiologia* **47**: 9-18.
- Moreno A G (1981) *Estudio de algunas poblaciones de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Megascolecidae y Glossoscolecidae) de los alrededores de Madrid*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 301 pp.
- Niedbala W., Rajska A. (1993) Methods for assessment of population density. Acaridida. En: *Methods in Soil Zoology*. Górny M., Grüm L. eds. Elsevier. Warszawa, Polonia, pp 70-337.
- Nielson G. E., Hole F. E. (1964) Earthworms and the development of coprogenous A1-horizons in forst soils of Wisconsin. *Soil Science of Society of America Procedins* **28**:426-430.
- Norton R. A., Palmer S. G. (1991) The distribution, mechanism and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. En: *The Acari: Reproduction, development and life history strategies*. Schster R., Murphy P. W. eds. Chapman and Hall, London, pp. 107-136.

- Omodeo P. (1998) History of Clitellata. *Italian Journal of Zoology* **65**: 51-73.
- Parkinson D., McLean M. A. (1998) Impacts of earthworms on the community structure of other biota in forest soils. En: *Earthworm Ecology*. Edwards C. A. ed. St. Lucie Press, Boca Raton, pp. 213-226.
- Pearce T. G. (1972) The calcium relations of selected Lumbricidae. *Journal of Animal Ecology* **41**: 167-188.
- Pearce T. G. (1978) Gut contents of some lumbricid earthworms. *Pedobiologia* **18**: 153-157.
- Pearce T. G., Phillips M. J. (1980) The fate of ciliates in the earthworm gut: an in vitro study, *Microbial ecology* **5**: 313-319.
- Ruiz M. P. (2003) *Biología de Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (Procesos de alimentación y estivación)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 145 pp.
- Ruiz M. P., Ramajo M., Trigo D. y Díaz Cosín D. J. (en prensa) Food selection by *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in laboratory culture. *European Journal of Soil Biology*.
- Salmon S. (2001) Earthworm excreta (mucus and urine) affect the distribution of springtails in forest soils. *Biology and Fertility of Soils* **34**: 304-310.
- Salmon S. (2004) The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of food resources or of habitat? *Biology and Fertility of Soils* **40**: 323-333.
- Salmon S. y Ponge J. F. (1999) Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interactions with earthworms and predator pressure. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 1161-1170.

- Salmon S., Ponge J. F. (2001) Earthworm excreta attract soil springtails: laboratory experiments on *Heteromurus nitidus* (Collembola: Entomobryidae). *Soil Biology and Biochemistry* **33**: 1959-1969.
- Salmon S., Geoffroy J. J., Ponge J. F. (2005) Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms. *Soil Biology and Biochemistry* **37**: 487-495.
- Scheu S., Theenhaus A., Jones T. H. (1999) Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* **119**: 541-551.
- Scheu S. (2001) Indirect effects of carbon and nutrient amendments on the soil meso- and microfauna of a beechwood. *Biology and Fertility of Soils* **34**: 222-229.
- Scheu S., Parkinson D. (1994) Effects of earthworms on nutrient dynamics, carbon turnover and microorganisms in soil from cool temperate forest of the Canadian Rocky Mountains – laboratory studies. *Applied Soil Ecology* **1**: 113-125.
- Schaefer M. (1995) Interspecific interactions in the soil community. *Acta Zoologica Fennica* **196**: 101-106.
- Shrader S., Seibel C. (2001) Impact of cultivation management in an agroecosystem on hot spot effects of earthworm middens. *European Journal of Soil Biology* **37**: 309-313.
- Stanton N. L. (1979) Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites. *Ecology* **60**: 295-304.
- Tiunov A. V. (2003) Impact of *Lumbricus terrestris* burrows on spatial and taxonomic structure of soil communities. *Zoologicheskij Zhurnal* **82**, 2: 269-274.

- Tiunov A. V., Scheu S. (2000) Microbial biomass, biovolume and respiration in *Lumbricus terrestris* L. cast material of different age. *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 265-275.
- Tiwari S. C., Tiwari B. K., Mishra R. R. (1990) Microfungal species associated with the gut content and cast of *Drawida assamensis* Gates. *Proceeding of the Indian Academy of Sciences (Plant Sciences)* **100**: 379-382.
- Trigo D., Barois I., Garvín M. H., Huerta E., Irisson S., Lavelle P. (1999) Mutualism between earthworms and soil microflora. *Pedobiologia* **43**: 866-873.
- Usher M. B., Booth R. G., Sparkes K. E. (1982) A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. *Pedobiologia* **23**: 126-144.
- Valle J. V., Moro R. P., Garvín M. H., Trigo D., Díaz Cosín D. J. (1997) Annual dynamics of the earthworm *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in Central Spain. *Soil Biology and Biochemistry* **29** (3-4): 309-312.
- Valle J. V., Moro R. P., Garvín M. H., Trigo D., Díaz Cosín D. J. (1998) Growth in the laboratory of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae). *Applied Soil Ecology* **9**: 111-114.
- Valle J. V., Garvín M. H., Trigo D., Martínez F., Belinchón C., Díaz Cosín D. J. (1999) Vertical distribution of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in soil at El Molar (Central Spain). *Pedobiologia* **43**: 1-7.
- Wallwork J. A. (1971) Ácaros. In: *Biología del Suelo*. Burgues A., Raw F. eds. Ediciones Omega, Barcelona, pp. 425-461.
- Wallwork J. A. (1976) *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press. Londres, 355 pp.
- Wickenbrock L., Heisler C. (1997) Influence of earthworm activity on the abundance of Collembola in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **29** 3/4: 517-521.

- Wolter C., Scheu S. (1999) Changes in bacterial numbers and hyphal lengths during the gut passage through *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Pedobiologia* **43**: 891-900.
- Wright D. H., Huhta V., Coleman D. C. (1989) Characteristics of defaunated soil II. Effects of reinoculation and the role of the mineral component. *Pedobiologia* **33**: 427-435.

PÁGINAS WEB CONSULTADAS

<http://www.elmolar.org/>

<http://www.elmolar.org/naturaleza.php>

<http://www.elmolar.org/fauna.php>

<http://www.elmolar.org/geografia.php>

<http://earth.google.com/>